Verhaltens- und elektrophysiologische Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit des Gesichtssinnes bei ägyptischen Rennmäusen

(Gerbillus pyramidum und Gerbillus gerbillus)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät

der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Bonn

vorgelegt von

Anwar Mansour

aus El-Mansoura/Ägypten

Bonn 1985

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546507_0008

Verhaltens- und elektrophysiologische Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit des Gesichtssinnes bei ägyptischen Rennmäusen

(**Gerbillus pyramidum** und **Gerbillus gerbillus**)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Bonn

vorgelegt von

Anwar Mansour
aus El-Mansoura/Ägypten

Bonn 1985

Angefertigt mit der Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn

Referent: Professor Dr. U. Schmidt

Korreferent: Professor Dr. H. Schneider

Tag der mündlichen Prüfung: 24.5.1985

Meiner lieben Familie,

meinen Eltern, meiner Frau

und meinen Kindern

Inhaltsverzeichnis

		Seite
I.	EINLEITUNG	5
II.	MATERIAL UND METHODE	6
1.	Versuchstiere	6
2.	Dressuranlage	9
3.	Dressurzeichen	14
a)	Visuelle Sensitivität	14
b)	Minimum separabile	15
c)	Visuelle Musterunterscheidung	16
4.	Andressur	16
5.	Statistische Auswertung	17
6.	Versuchsanlage für das Elektroretinogramm	18
a)	Versuchsbedingungen	18
b)	Reizung	18
c)	Ableitung	20
III.	ERGEBNISSE	22
A.	Dressurergebnisse	22
1.	Visuelle Sensitivität	22
1.1.	Lernphase	22
1.2.	Dressurergebnisse	24
2.	Sehschärfe	27
2.1.	Lernphase	27
2.2.	Dressurergebnisse	27
3.	Visuelle Musterunterscheidung	40

Seite

3.1. Lernphase bei der Dressur auf das Musterpaar A 40

3.2. Dressurergebnisse der Serie A 42

3.3. Dressurergebnisse der Serie B 45

3.4. Dressurergebnisse der Serie C 48

3.5. Dressurergebnisse der Serie D 51

B. Elektrophysiologische Untersuchungen am Auge 57

1. Das Elektroretinogramm (ERG) 57

2. Stimulation mit weißem Licht 58

2.1. Charakteristika des ERG 58

2.2. Schwellenbestimmung 61

2.3. Flickerverschmelzungsfrequenzen 64

3. Stimulation mit monochromatischem Licht 66

3.1. Schwellenbestimmungen 66

3.2. Flickerverschmelzungsfrequenz 69

3.3. Spektraler Reaktionsbereich 73

IV. DISKUSSION 76

V. ZUSAMMENFASSUNG 79

VI. DANKSAGUNG 81

VII. LITERATURVERZEICHNIS 82

I. EINLEITUNG

Im Vergleich mit anderen Sinnesmodalitäten wird dem Gesichtssinn bei den Nagetieren oft eine untergeordnete Rolle zugeschrieben. So reichen bei vielen nachtaktiven, oft in unterirdischen Bausystemen lebenden Arten taktile, olfaktorische und akustische Informationen sowohl zur Lokalisation und Differenzierung der Nahrung als auch zur Orientierung und sozialen Kommunikation aus. Die bei einigen Nagern ermittelten physiologischen Leistungen des visuellen Systems liegen zwar ebenso wie die der Fledermäuse (Suthers 1966, Manske und Schmidt 1979, Neuweiler 1962) im unteren Bereich der für Säugetiere ermittelten Werte, viele der untersuchten Arten besitzen jedoch recht leistungsfähige Augen (Lashley 1930, Hermann 1958, Rahmann 1961, 1967). Umfassende Leistungsanalysen des Gesichtssinnes mit unterschiedlichen Methoden sind bisher nur an der Laborratte durchgeführt worden (Lashley 1938, Hermann 1958, Schmidt 1979, Sutherland 1961, Cone 1963). Das oft bestimmte Minimum separabile erlaubt alleine keine Bewertung des visuellen Systems. Andere Parameter wie visuelle Sensitivität, zeitliches Auflösungsvermögen, Farb- und Formunterscheidung sowie stereoskopisches Sehen können die Leistungsfähigkeit dieses Systems in entscheidender Weise mitbestimmen.

In der vorliegenden Arbeit werden bei der Wüstenrennmaus Gerbillus pyramidum verschiedene Aspekte des visuellen Systems mit verhaltens- und elektrophysiologischen Methoden untersucht; für die Elektrophysiologie standen außerdem die kleineren Gerbillus gerbillus zur Verfügung. Gerbillus schien für die geplanten Untersuchungen gut geeignet, da die Tiere recht lernfähig sind und aufgrund ihrer großen Augen extrem gute Voraussetzungen für die Ableitung des Elektroretinogramms bieten.

II. MATERIAL UND METHODE

1. Versuchstiere

Rennmäuse (Fam. Gerbillidae (Petter 1961) oder Fam. Cricetidae (Walker 1964) mit der Unterfamilie Gerbillinae) findet man in Ägypten entlang des Nils in der Grenzzone zwischen kultiviertem Land und Halbwüste, an der Mittelmeerküste und dem südlichen Teil des Roten Meeres, auf der Sinaihalbinsel sowie in zahlreichen Oasen (Al bahariya, Al Kharga etc.) (Pelikan et al., 1971; Lay, 1983).
Bereits 1825 wurde von Geoffry Gerbillus pyramidum in der Nähe von Gizeh beschrieben. Unweit dieser Gegend fing ich 1978 die in dieser Arbeit untersuchten Rennmausarten G. gerbillus (G. g.) und G. pyramidum (G. p.).

Die Tiere werden seither im Zoologischen Institut der Universität Bonn in Nagerkäfigen (57 x 35 x 20 cm) bei einer Raumtemperatur von 21°C gehalten. Ein Holzhäuschen sowie aus Zeitungen bestehende Einstreu ermöglichten den Bau von Nestern, in denen sich die Tiere tagsüber bevorzugt aufhielten. Als Nahrung diente Preßfutter und Frischgemüse (Salat, Möhren, Rüben etc.), Wasser stand ad lib. zur Verfügung. Die Dressurtiere wurden isoliert gehalten und ausschließlich in der Dressuranlage gefüttert.

Für die Dressuren verwendete ich 4 G. p. (2 ♂♂ und 2 ♀♀), für die Elektrophysiologie standen je 8 Individuen beider Rennmausarten zur Verfügung.

Abb. 1: Gerbillus pyramidum

Abb. 2: Gerbillus gerbillus

2. Dressuranlage

Die Dressuren wurden in einer aus Trovidur^{R} gefertigten Zweifachwahlanlage durchgeführt, die mit einer Plexiglasplatte abgedeckt war. An den Aufenthaltsraum (A; Abb. 3 I) schlossen sich ein Vorraum (V) und die beiden Wahlkammern (W) an. Das Ende der sich zwischen beiden Wahlkammern befindlichen Trennwand (Tw) definierte den Entscheidungspunkt (Ep), dessen imaginäre Verbindung zur jeweiligen Seitenwand die Entscheidungslinie darstellte. Das Überschreiten dieser Linie wurde als Wahlentscheidung der Versuchstiere (Vt) angesehen. An der Rückwand jeder Wahlkammer befand sich ein 20 x 20 cm großes Fenster (H), in das bei den Untersuchungen zur visuellen Sensitivität ein Lichtkasten eingehängt wurde.

Bei der Bestimmung des optischen Auflösungsvermögens sowie bei der Musterunterscheidung wurden an der Rückwand der Wahlkammern 34,5 x 22 cm große Anweiserplatten befestigt, auf deren unterem Teil das jeweilige Dressurzeichen angebracht war (Abb. 4).

Schwingtüren (S) unterhalb der beiden Anweiser sowie 2 Seitengänge (R) ermöglichten den Vt die Rückkehr in den Aufenthaltsraum. Da ein Teil der Versuche bei völliger Dunkelheit durchgeführt werden mußte, waren in den Boden der beiden Wahlkammern je 2 Trittplatten (T) eingelassen, deren Kontakte durch das Gewicht der Tiere geschlossen wurden. Die jeweilige Position der Vt ließ sich anhand von Leuchtdioden eines außerhalb der Anlage angebrachten Lichtpultes feststellen (Abb. 5). Durch Schiebetüren (ST, Abb. 3 I) wurde die Belohnung (Preßfutter) im Gang hinter den Anweisern deponiert. Um olfaktorische Einflüsse auszuschalten, waren stets beide Seiten beködert. Bei der Bestimmung des Minimum separabile sowie bei der Musterunterscheidung wurde mit einer dem hinteren Teil der Wahlkammern aufliegenden Beleuchtungsanlage gearbeitet (Abb. 3 II). Die Intensität der verwendeten Leuchtstoffröhren (Osram L 20W/1S Daylight de Luxe) konnte mit Hilfe einer

Blende (B : Abb. 3 III) reduziert werden, in die Graufilter eingeschoben wurden. (Gelatine Filter Nr D = 1; Götting Farbfilter). Transparentpapier (T) sorgte für eine möglichst diffuse Ausleuchtung der Wahlkammern, Aluminiumfolie im oberen Bereich der Beleuchtungsanlage für eine bessere Reflektion des Lichtes.

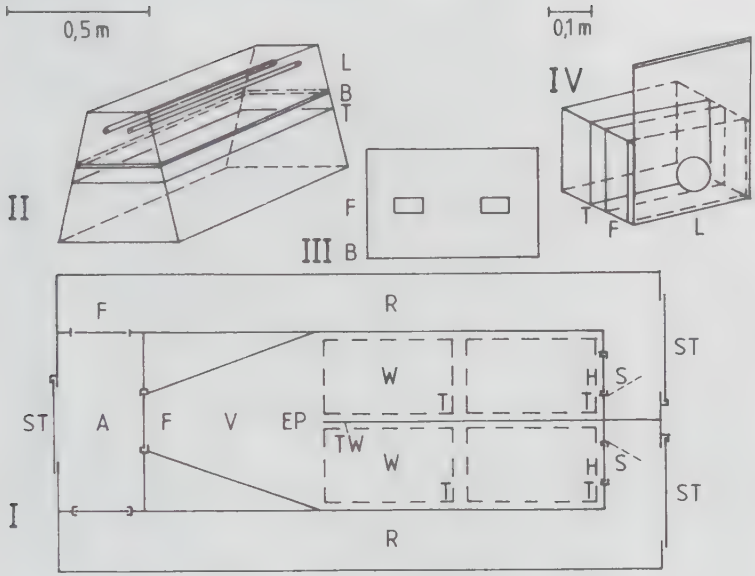

Abb. 3

I. VERSUCHSANLAGE:

A: Aufenthaltsraum
EP: Entscheidungspunkte
F: Falltüren
H: Halterung für Lichtkasten
R: Seitengang
S: Schwingtüren
ST: Schiebetüren
T: Trittplatten
Tw: Trennwand
V: Vorraum
W: Wahlkammern

II. BELEUCHTUNGSANLAGE:

B: Blendeneinschub
L: Leuchtstoffröhren
T: Transparentfolie

III. BLENDE:

F: Filter

IV. LICHTKASTEN:

F: Filtereinschub
L: Lichtaustrittöffnung
T: Transparentfolie

Abb. 4: Versuchsanlage mit Dressurzeichen

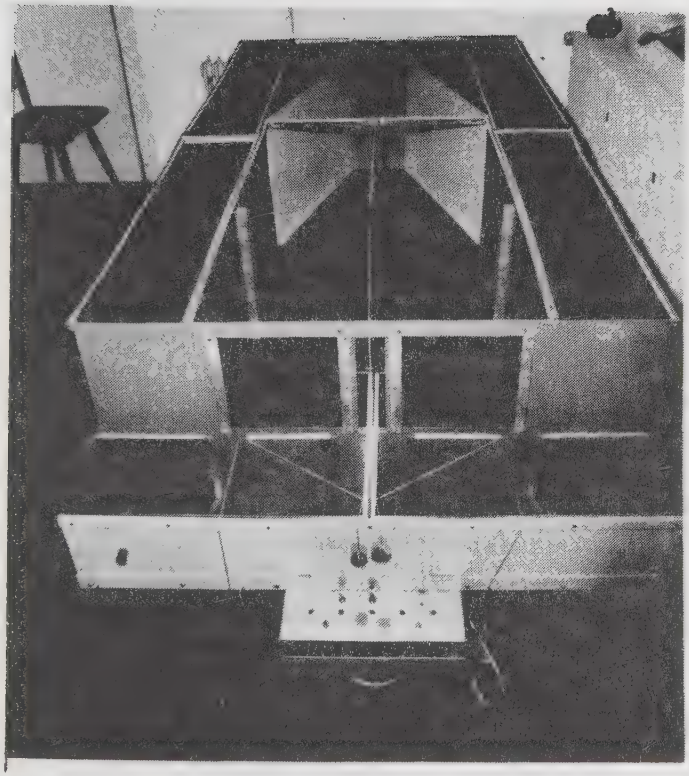

Abb. 5: Versuchsanlage vom Arbeitsplatz des Experimentators aus gesehen mit Schwingtüren und Lichtpult

3. Dressurzeichen

a) Visuelle Sensitivität

Bei der Bestimmung der visuellen Sensitivität benutzte ich als positiven Anweiser eine leuchtende Kreisscheibe, als negatives Dressurzeichen diente eine matt schwarz lackierte Metallplatte.

Der positive Stimulus wurde mit Hilfe eines Lichtkastens erzeugt (Abb. 3 IV), der in das in der Rückwand der Wahlkammer ausgesparte Fenster eingeschoben werden konnte.

Das von einem 6 Volt Birnchen erzeugte Licht wurde von in der Mitte des Lichtkastens sowie kurz vor der Lichtaustrittsöffnung angebrachtem Transparentpapier diffus gestreut.

Die Helligkeit der "Leuchtscheibe" konnte durch Einschieben von Graufiltern (Abb. 3 IV, F) reduziert werden. Für die ersten drei Helligkeitsstufen wurde die Leuchtdichte mit einem Photometer (Salford Electrical Instruments) gemessen; die übrigen Leuchtdichtewerte mußten aus methodischen Gründen extrapoliert werden.

STUFE	LEUCHTDICHTE cd/m²
I	8.6 (ohne Filter)
II	8.6×10^{-1}
III	8.6×10^{-2}
IV	8.6×10^{-3}
V	8.6×10^{-4}
VI	8.6×10^{-5}
VII	8.6×10^{-6}
VIII	8.6×10^{-7}

b) Minimum separabile

Das optische Auflösungsvermögen wurde mit Hilfe von Gleichrastern bestimmt. (Schwarz-weiß Verhältnis 1 : 1).

Die breiten Streifenmuster des positiven Anweisers wurden von gezeichneten Vorlagen abfotografiert und hart abgezogen (Fotopapier BH 113, Agfa Gevaert).
Bei der Herstellung schmalerer Streifenmuster und der Anfertigung des extrem feingerasteten negativen Dressurzeichens (0.48 mm Streifenbreite) verwendete ich Rasterkopierfilme (Klimsch LL 70-50-90 bzw. LL 34-50-90). Um helligkeitsbedingte Wahlartefakte auszuschließen, wurde das 0.48 mm Raster im Wechsel mit ungerasteten Grautafeln unterschiedlicher Helligkeit als negatives Dressurzeichen geboten.

Um die Abhängigkeit des optischen Auflösungsvermögens von der Helligkeit zu testen, wurde die Beleuchtung der Dressurzeichen mit Hilfe von Neutral-Graufiltern sukzessive reduziert.

Die für die ersten drei Helligkeitsstufen angegebenen Beleuchtungsstärken wurden mit Hilfe eines Luxmeters ermittelt, die Werte für Stufe IV und V wurden extrapoliert.

BELEUCHTUNGS-STUFE	EINSTELLUNG DER BELEUCHTUNGSANLAGE	BELEUCHTUNGS-STÄRKE (lx)
I	Ohne Filter und ohne Blende	175
II	Ohne Filter und mit Blende	9
III	1 Filter und mit Blende	9×10^{-1}
IV	2 Filter und mit Blende	9×10^{-2}
V	3 Filter und mit Blende	9×10^{-3}

c) Visuelle Musterunterscheidung

Bei den Versuchen zur optischen Musterunterscheidung verwendete ich als positiven Anweiser einen 2 x 12 cm großen Streifen, als negatives Dressurzeichen eine flächengleiche Kreisscheibe. Diese beiden, als Standardmuster gebotenen Symbole wurden im Laufe der Versuche in mannigfacher Weise variiert. Neben Einzelstreifen unterschiedlicher Raumausrichtung wurden auch aus mehreren Streifen zusammengesetzte Muster geboten. Eine weitere Abwandlung des Standardmusters bestand im Vertauschen des schwarz-weiß Verhältnisses von Symbol und Hintergrund sowie in der Aufhebung der Flächengleichheit von positivem und negativem Zeichen.

Sämtliche Muster wurden, wie die Streifenraster, so auf den unteren Teil einer 34.5 x 22 cm großen Metallplatte aufgezogen, daß sie sich in Augenhöhe der Versuchstiere befanden.

Der Anweiser wurde im Gegensatz zum Lichtkasten nicht in das ausgesparte Fenster der Wk eingeschoben, sondern innen an der Stirnseite der Wk befestigt.

4. Andressur

Bevor mit ersten Dressurversuchen begonnen werden konnte, mußten die Vt mit der Wahlanlage vertraut gemacht werden. Zu diesem Zweck konnten sie sich eine Woche lang frei in der Versuchsanlage bewegen. Sämtliche Türen waren während dieser Zeit geöffnet, Preßfutter wurde am Ende beider Wahlkammern in Höhe der späteren Anweiser ausgelegt.

Nach dieser Eingewöhnungszeit wurden die Rennmäuse mit dem Versuchsablauf vertraut gemacht.

Ein Dressurlauf begann mit dem Öffnen der Falltür zwischen Aufenthalts- und Vorraum. Dort angelangt mußten sich die Vt für

eine der beiden Wahlkammern entscheiden. Andressiert wurde auf die leuchtende Kreisscheibe der ersten Versuchsserie, als negativer Anweiser diente eine matt schwarze Metallplatte. Wählten die Vt den positiven Anweiser, wurden sie mit Futter belohnt, das sich hinter dem Anweiser befand und durch Passieren der sich unter dem Dressurzeichen befindenden Schwingtür erreichbar war. Von dort gelangten die Vt über ein seitliches Gangsystem in den Aufenthaltsraum zurück. Wurde das negative Dressurzeichen gewählt, entfiel die Belohnung. Während der Andressurphase hatten die Vt jedoch die Möglichkeit, Fehlentscheidungen zu korrigieren.

Die Versuche wurden jeweils am Spätnachmittag durchgeführt; bei allen Dressurproblemen absolvierten die Tiere pro Tag 3 nicht gewertete Eingewöhnungsläufe. Der Seitenwechsel der Dressurzeichen war zufallsgemäß verteilt; sobald die Vt nach einer Wahl den Aufenthaltsraum wieder erreicht hatten, wurden die Anweiser ausgetauscht bzw. es fand ein Scheinwechsel statt.

Bei den Untersuchungen zur visuellen Sensitivität und bei den niedrigen Lichtstufen der Sehschärfebestimmung wurden die Vt, um Adaptationseffekte auszuschalten, 25 Min. dunkeladaptiert.

5. Statistische Auswertung

Die Signifikanz der gewonnenen Daten überprüfte ich mit Hilfe des z-Tests. Aus der Anzahl der Richtigwahlen (a), der Zahl der gewerteten Läufe (n) und der mittleren Zufallserwartung (p) läßt sich nach der Formel

$$z = \frac{a - n \times p}{\sqrt{n \times p \ (1 - p)}}$$

der z-Wert berechnen.

Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit $\leqslant 1$ % ist $z \geqslant 2{,}33$.

Sämtliche Versuchsergebnisse der Verhaltensexperimente wurden auf dem 1 %-Niveau gesichert.

6. Versuchsanlage für das Elektroretinogramm

a) Versuchsbedingungen

Die Rennmäuse wurden vor den Versuchen 25 Min. dunkeladaptiert und anschließend mit Hilfe einer intraperitonealen Megaphen-injektion sediert und mit Evipan-Na^+ anästhetisiert (160 mg/kg Körpergewicht).

Die Pupille des zu untersuchenden Auges wurde mit einem Tropfen Atropin-Sulfat (1 %ig) erweitert. Alle Versuchsvorbereitungen wurden bei schwachem Rotlicht durchgeführt. Während der Experimente lagen die Vt in einem abgedunkelten, schwarz ausgekleideten Faraday-Käfig. Der Kopf wurde mit Hilfe einer Halterung fixiert.

b) Reizung

Die Reiz- und Ableitvorrichtungen sind in Abb. 6 schematisch dargestellt (nach Schäfer & Schmidt, 1982). Das Reizlicht erzeugte eine Halogenlampe (Osram 12V/50W) mit einem mittleren Lichtstrom von 1400 lm. Um Helligkeitsschwankungen zu vermeiden, wurde die Versorgungsspannung der Lampe gleichgerichtet und gesiebt. Die verbleibenden Schwankungen betrugen weniger als 1 % der Maximalintensität. Das Reizlicht wurde durch zwei Sammellinsen auf einem Lichtleiter (Silikatglaslichtleiter S-800, Spindler & Hoyer) fokussiert, der in den Faraday-Käfig führte; 10 mm vor dem Auge des

Versuchstieres wurde das Licht von einem Diffusor (10 x 10 mm) gestreut und damit eine gleichmäßige Ganzfeldreizung gewährleistet (Leuchtdichte bei maximaler Helligkeit: 3000 cd/m²). Der Diffusor war optisch abgeschirmt, so daß das Licht nur auf das zu untersuchende Auge fiel und keine störenden Reflexionen auftraten. Die Manipulation des Reizlichtes erfolgte zwischen den beiden Sammellinsen; zur Erzeugung von Flickerlicht befand sich eine Sektorenblende im Strahlengang, die von einem Gleichstrommotor angetrieben wurde. Über ein den Motor versorgendes, regelbares Netzteil konnte die Frequenz des Flickerlichtes stufenlos eingestellt werden. Die Anstiegssteilheit des Lichtblitzes (Zeit von I = 0 bis I = Maximum) betrug ca. 1.5 % einer Blitzperiode (bei einer Flickerfrequenz von 20 Hz vergingen etwa 0.75 ms bis zum Erreichen des Maximums).

Die Hell- und Dunkelphase einer Flickerperiode war gleich lang, so daß die Leuchtdichte unabhängig von der Flickerfrequenz konstant blieb. Die Reizlänge konnte durch einen mechanischen Zentralverschluß (Prontor Press) in den für Kameraverschlüsse üblichen Stufen variiert werden. Potentialhöhe und Schwelle wurden bei einer Reizdauer von 910 ($\pm$ 1 %) und einem Reizabstand von 60 s ermittelt. Die Flickerverschmelzungsfrequenz bestimmte ich bei Reizzeiten von etwa 5 s.

Zur Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit variierte ich die Wellenlänge des Reizlichtes zwischen 366 nm und 768 nm mit 10 Interferenz-Farbfiltern (Spindler & Hoyer), die ca. 50 % der Nennwellenlänge und nahezu 100 % aller übrigen Frequenzen absorbierten: 366 nm, 405 nm, 450 nm, 492 nm, 546 nm, 589 nm, 633 nm, 671 nm, 707 nm und 768 nm. Die unterschiedliche Lichtdurchlässigkeit der Farbfilter wurde mit Neutralgraufiltern ausgeglichen; auch die verschiedenen Lichtintensitäten wurden mit diesen Filtern in Abstufungen von 0.3 log Einheiten variiert.

c) Ableitung

Zur Ableitung des ERG benutzte ich als differente Elektrode eine Silberelektrode mit einem Durchmesser von 200 m, die der Cornea des zu untersuchenden Auges auflag. Als indifferente Elektrode diente eine kleine Klammer am ipsilateralen Ohr des Tieres, die Erdung erfolgte am contralateralen Ohr. Der Gesamtwiderstand von Tier und Elektroden betrug ca. 7-10 kOhm. Mit Hilfe eines hochohmigen Vorverstärkers (WPI, DAM 5A) wurde das Differenzsignal 1000-fach verstärkt, mit einem Speicheroszillographen (Tektronix 5103 N) registriert und ausgemessen. Die Dämpfung von Frequenzen unter 0.1 Hz und über 3 KHz erfolgte über zwei elektronische 3 dB Bandpaßfilter.

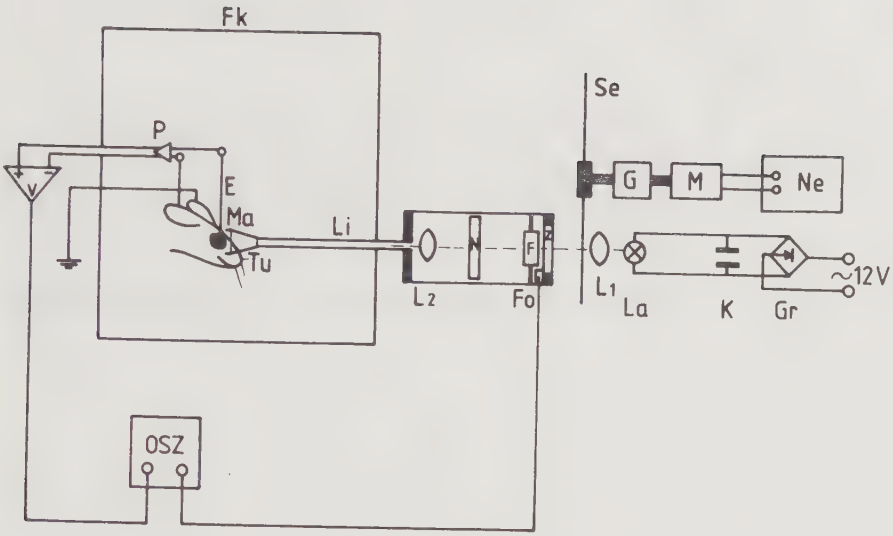

Abb. 6: Schematische Darstellung der Versuchsanlage

E:	Ag Elektrode	F:	Interferenz-Farbfilter
FK:	Faraday-Käfig	Fo:	Fotoelement
G:	6-Gang Getriebe	Gr:	Gleichrichter
K:	Kondensator	La:	Lampe
L_1,L_2:	Sammellinsen	Li:	Lichtleiter
M:	Gleichstrommotor	Ma:	Mattscheibe
N:	Neutralfilter	Ne:	Regelbares Netzgerät
P:	Probe	Osz:	Oszillograph
Se:	Sektorenblende	Tu:	Tubus
V:	Verstärker	Z:	Zentralverschluß

1.2. Dressurergebnisse

Die Dressurleistungen der vier Versuchstiere sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Die unterschiedliche Anzahl der Läufe bei verschiedenen Leuchtdichten ergab sich aus der Bereitschaft der Tiere, das Pensum des Versuchsprogramms zu absolvieren. Lief ein Tier weniger als 15 mal pro Tag, wurden die Daten nicht berücksichtigt.

Wie vom Prozentsatz der positiven Wahlen abzulesen ist, erkennen alle vier Wüstenrennmäuse das positive Dressurzeichen bis zu einer Leuchtdichte von 8.6×10^{-5} cd/m². Geschlechtsspezifische Unterschiede in bezug auf die Lichtempfindlichkeit gab es nicht.

In Abb. 8 sind die Daten aus Tab. 1 graphisch dargestellt.

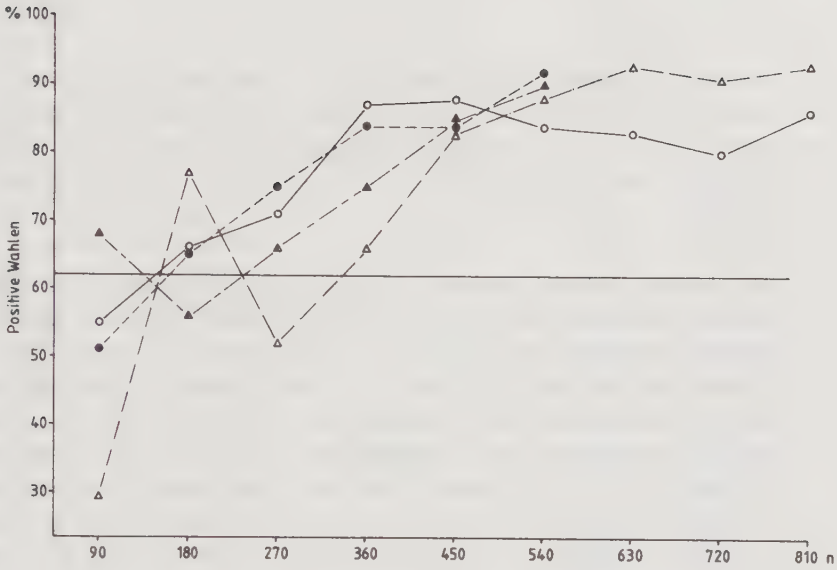

Abb. 7: Lernkurve der 4 Versuchstiere (G. pyramidum) bei einer Leuchtdichte von 8.6 cd/m²

Abszisse: Anzahl der Läufe;
Ordinate: Prozentsatz positiver Wahlen;
Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze. ($p < .0.01$)

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀
● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

III. ERGEBNISSE

A) Dressurergebnisse

1. Visuelle Sensitivität

1.1. Lernphase

Zur Bestimmung der visuellen Sensitivität benutzte ich als positives Dressurzeichen eine leuchtende Kreisscheibe, die durch den in Abschnitt 2 beschriebenen Leuchtkasten erzeugt wurde. Als negatives Dressurzeichen bot ich eine matt schwarz lackierte Metallplatte.

Schon zu Dressurbeginn zeigten die Versuchstiere individuelle Verhaltensunterschiede. Die dressurnaiven Männchen (Vt1 und Vt2) liefen schnell und ohne Zögern; vom ersten Versuchstag an absolvierten sie ca. 30 Läufe pro Tag. Die Weibchen waren dagegen sehr ängstlich und liefen anfangs nur 10 mal pro Tag. Am 4. und 5. Tag verließ Vt3 den Aufenthaltsraum überhaupt nicht, obwohl es sehr hungrig sein mußte. Erst nach zwei Wochen hatte es den Weg gelernt und absolvierte dann täglich zwischen 27 und 29 Läufe. Das zweite Weibchen (Vt4) war weniger scheu und lief schon in der ersten Woche 20 mal pro Tag.

Aufschluß über das Lernvermögen eines Tieres gibt die Lernkurve (Abb. 7). Zur Ermittlung der Kurvenpunkte summierte ich pro Tier die Anzahl der positiven Wahlen von jeweils 90 Läufen und trug sie prozentual auf. Die Signifikanz prüfte ich mit Hilfe des z-Tests.

Der zeitliche Verlauf des Dressurerfolges ist aus der Lernkurve nicht abzulesen, da die Anzahl der Läufe pro Tag während der Andressur je nach Versuchstier stark schwankte. Bei den beiden Männchen stellte sich ein Dressurerfolg nach ca. 180 Läufen ein, während beide Weibchen einen längeren Zeitraum zum Erlernen des Problems benötigten. (Vt3: 360, Vt4: 270 Läufe).

Tabelle 1

Dressurdaten der Untersuchungen zur visuellen Sensitivität

Tier	Leuchtdichte cd/m²	Anzahl der Läufe (n)	Pos.Wahlen (%)	Signifikanzgrenze (p)
Versuchstier Nr. (1)	8.6	300	96.3	<0.01
	8.6×10^{-1}	240	87.5	<0.01
	8.6×10^{-2}	90	93.3	<0.01
	8.6×10^{-3}	90	90.0	<0.01
	8.6×10^{-4}	90	85.6	<0.01
	8.6×10^{-5}	110	73.6	<0.01
	8.6×10^{-6}	100	60.0	>0.01 (n.s.)
	8.6×10^{-7}	100	45.0	>0.01 (n.s.)
Versuchstier Nr. (2)	8.6	300	95.0	<0.01
	8.6×10^{-1}	90	90.0	<0.01
	8.6×10^{-2}	90	88.9	<0.01
	8.6×10^{-3}	90	74.4	<0.01
	8.6×10^{-4}	90	68.9	<0.01
	8.6×10^{-5}	110	69.0	<0.01
	8.6×10^{-6}	100	59.0	>0.01 (n.s.)
	8.6×10^{-7}	100	46.0	>0.01 (n.s.)
Versuchstier Nr. (3)	8.6	300	98.3	<0.01
	8.6×10^{-1}	240	95.0	<0.01
	8.6×10^{-2}	90	94.4	<0.01
	8.6×10^{-3}	90	88.9	<0.01
	8.6×10^{-4}	90	85.6	<0.01
	8.6×10^{-5}	110	62.7	<0.01
	8.6×10^{-6}	100	61.0	>0.01 (n.s.)
	8.6×10^{-7}	100	46.0	>0.01 (n.s.)
Versuchstier Nr. (4)	8.6	300	97.3	<0.01
	8.6×10^{-1}	240	87.9	<0.01
	8.6×10^{-2}	90	86.7	<0.01
	8.6×10^{-3}	90	81.1	<0.01
	8.6×10^{-4}	90	71.1	<0.01
	8.6×10^{-5}	110	64.6	<0.01
	8.6×10^{-6}	100	61.1	>0.01 (n.s.)
	8.6×10^{-7}	100	45.0	>0.01 (n.s.)

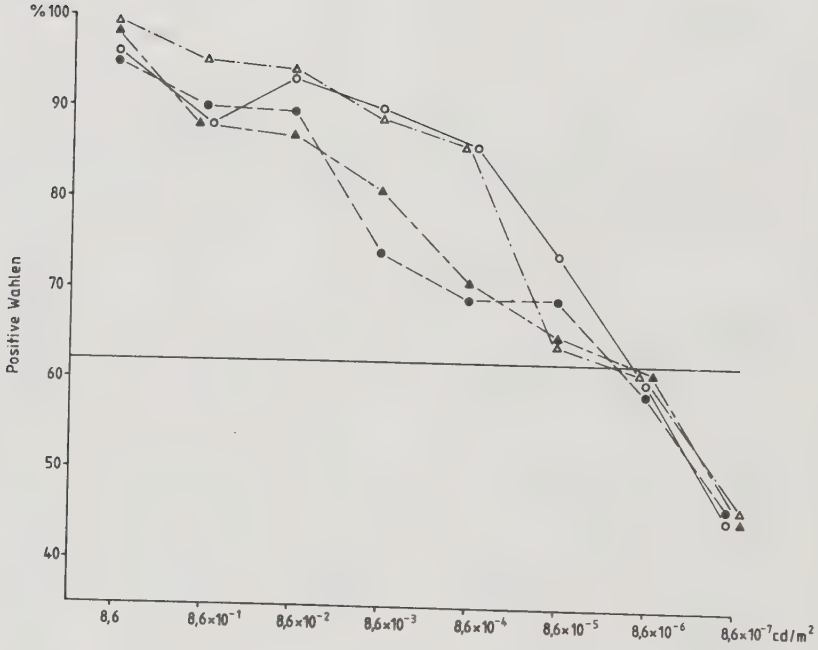

Abb. 8: Abhängigkeit der Richtigwahlen von der Leuchtdichte des positiven Anweisers.
Abszisse: Leuchtdichte in cd/m²;
Ordinate: Prozentsatz positiver Wahlen;
Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀
● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

2. Sehschärfe

2.1. Lernphase

Zur Bestimmung des Minimum separabile dressierte ich die Tiere auf Gleichraster aus vertikalen Streifen (Breite 4 cm; schwarz-weiß Verhältnis 1:1) als positives Dressurzeichen an. Als negatives Symbol verwendete ich zunächst einen schwarzen Anweiser, später einen dem Streifenmuster helligkeitsgleichen Grauwert. Der zufällige Seitenwechsel der Dressurzeichen wurde vor Versuchsbeginn festgelegt.

In Abb. 9 sind die Lernkurven der vier Versuchstiere dargestellt. Für jedes Tier wurde der prozentuale Anteil der positiven Wahlen für jeweils 90 Läufe zusammengefaßt. Die Signifikanzgrenze wurde bei $p = 0.01$ festgelegt.

Der Lernerfolg der Männchen und Weibchen war unterschiedlich. So benötigten ♀Vt3 (△) und ♀Vt 4 (▲) 360 bzw. 460 Läufe, während die Männchen das Problem erst nach 720 (Vt 1,○) bzw. 1080 (Vt2, ●) bewältigten.

2.2. Dressurergebnisse

Bei der Bestimmung der Sehschärfe mußten die Vt zwischen unterschiedlich breiten Streifenmustern und helligkeitsgleichen Grautafeln wählen. Der Sehwinkel für die in gemischter Reihenfolge gebotenen Streifenmuster wurde nach folgender Formel berechnet:

$$\tan \alpha = \frac{a}{b}$$

a entspricht hierbei der kleinsten vom Versuchstier wahrgenommenen Streifenbreite, und b dem Abstand zwischen Entscheidungslinie und Anweiser.

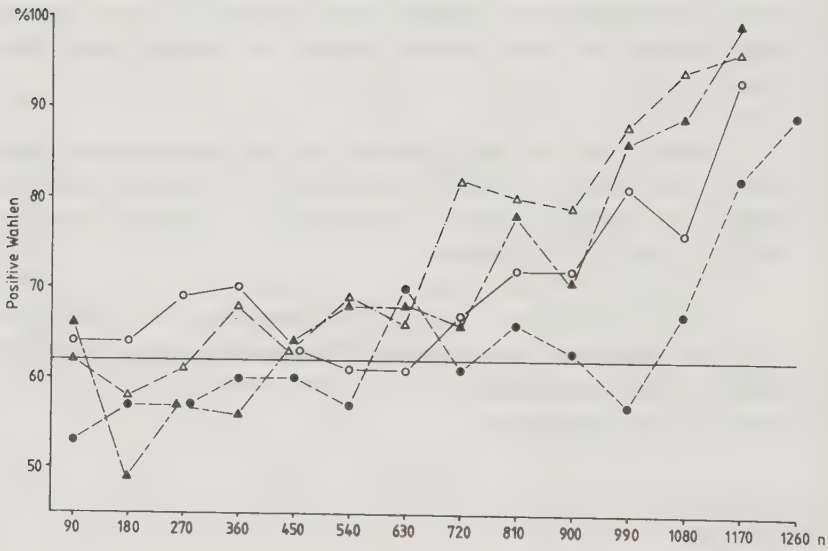

Abb. 9: Lernkurven der 4 Tiere bei der Andressur auf Gleichraster (Streifenbreite 4 cm).
Abszisse: Anzahl der Läufe;
Ordinate: Prozentsatz positiver Wahlen;
Ausgezogene Linie Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀
● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

Die Abhängigkeit zwischen Sehschärfe und Beleuchtungsintensität wird in Abb. 10-15 dargestellt. Bei 175, 9, 9 x 10^{-1} und 9 x 10^{-2} lx (Abb. 10-13) wählten alle Tiere bei einer Streifenbreite von 0,75 cm positiv; das entspricht einem Sehwinkel von 25' 17". Bei einer Beleuchtungsstärke von 9 x 10^{-3} lx (Abb. 14) lösten die Versuchstiere nur noch eine Streifenbreite von 1 cm auf (α= 34' 23") und bei 9 x 10^{-4} lx (Abb. 15) mußten die Streifen eine Breite von 1,75 cm besitzen, um erkannt zu werden. Das Minimum separabile beträgt hier 1° 0' 10".

In Tabelle 2 sind die Dressurergebnisse der vier Versuchstiere in Abhängigkeit von Streifenbreite und Beleuchtungsstärke zusammengestellt und in Abb. 16 ist der kleinste physiologische Sehwinkel der Tiere in Abhängigkeit von der Beleuchtungsintensität aufgetragen.

Bei einer Verringerung des Wahlabstandes auf 50 cm waren die Versuchstiere in der Lage, feinere Streifenmuster aufzulösen (0.5 cm Streifenbreite). Der kleinste physiologische Sehwinkel lag jetzt bei 34' 23" (Abb. 17). Tabelle 3 gibt die Dressurleistung der Tiere in Abhängigkeit von Helligkeit und Streifenbreite für den auf 50 cm reduzierten Wahlabstand an.

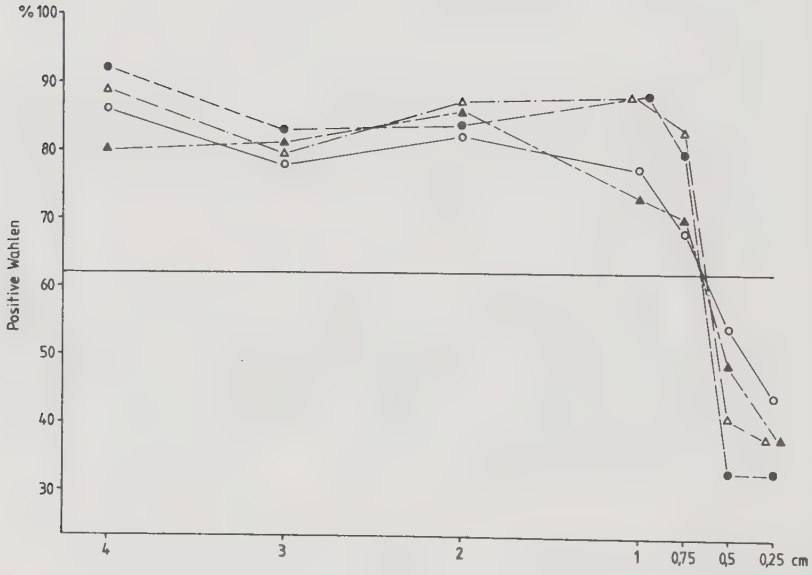

Abb. 10: Prozentsatz der Richtigwahlen bei diversen Streifenbreiten und einer Beleuchtungsstärke von 176 lx (Wahlabstand: 1 m).

Abszisse: Streifenbreite des positiven Anweisers in cm;
Ordinate: Prozentsatz der Richtigwahlen;
Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀
● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

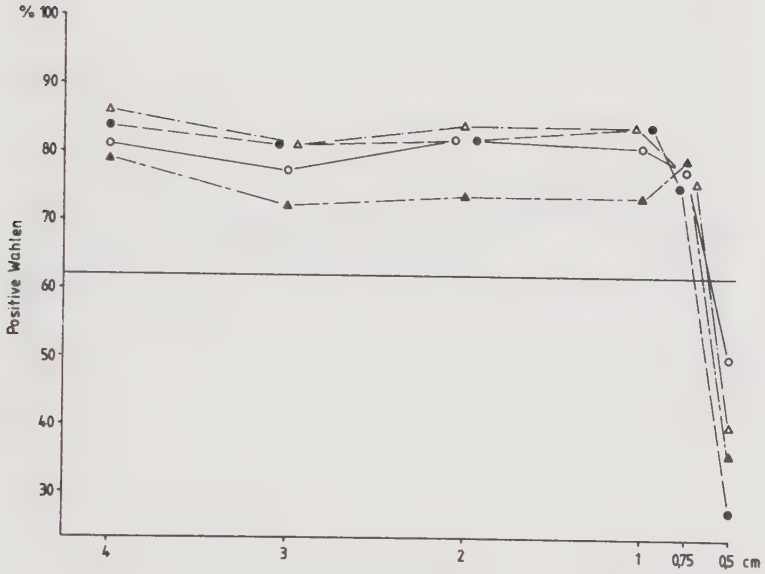

Abb. 11: Dressurkurven bei einer Beleuchtungsstärke von 9 lx

Abszisse: Streifenbreite des positiven Dressurzeichens in cm;
Ordinate: Prozentsatz positiver Wahlen;
Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀
● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

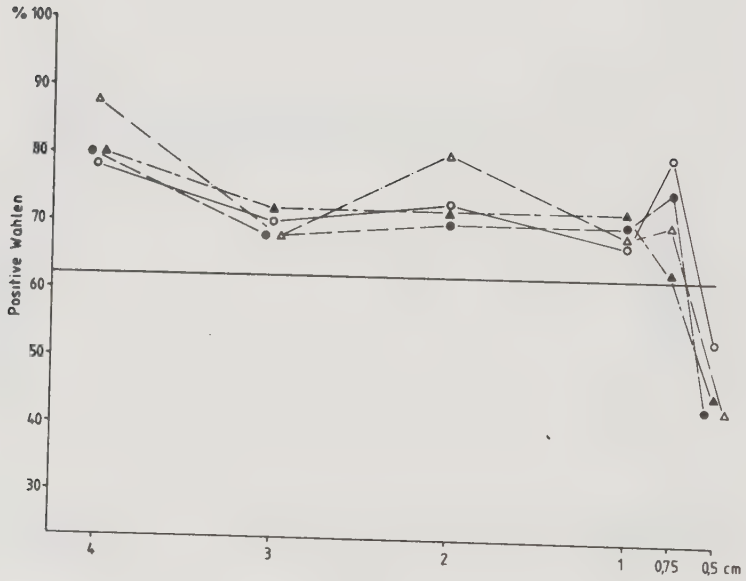

Abb. 12: Dressurkurven bei 9×10^{-1} lx

Abszisse: Streifenbreite des positiven Dressurzeichens in cm;

Ordinate: Prozentsatz der positiven Wahlen;

Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀

● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

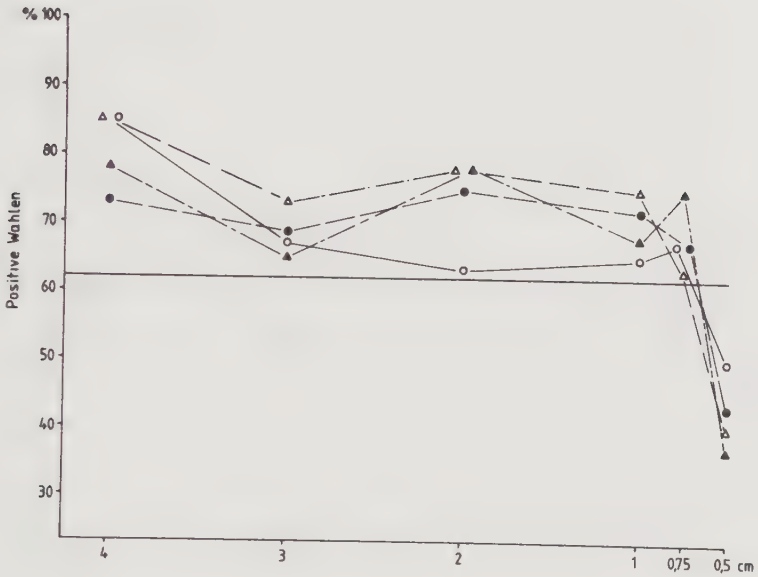

Abb. 13: Dressurkurven bei 9×10^{-2} lx

Abszisse: Breite des Streifens des positiven Anweisers (cm);

Ordinate: Prozentsatz der positiven Wahlen;

Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀

● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

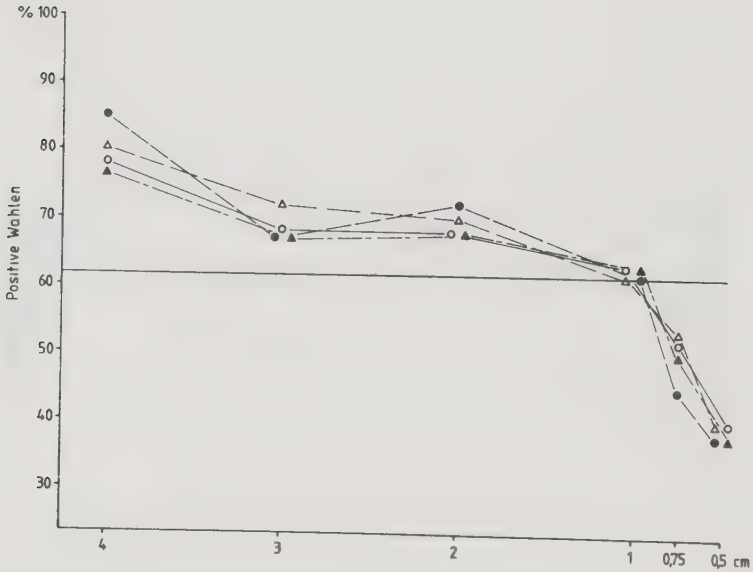

Abb. 14: Dressurkurven bei 9×10^{-3} lx

Abszisse: Streifenbreite des positiven Anweisers in cm;
Ordinate: Prozentsatz positiver Wahlen;
Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀
● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

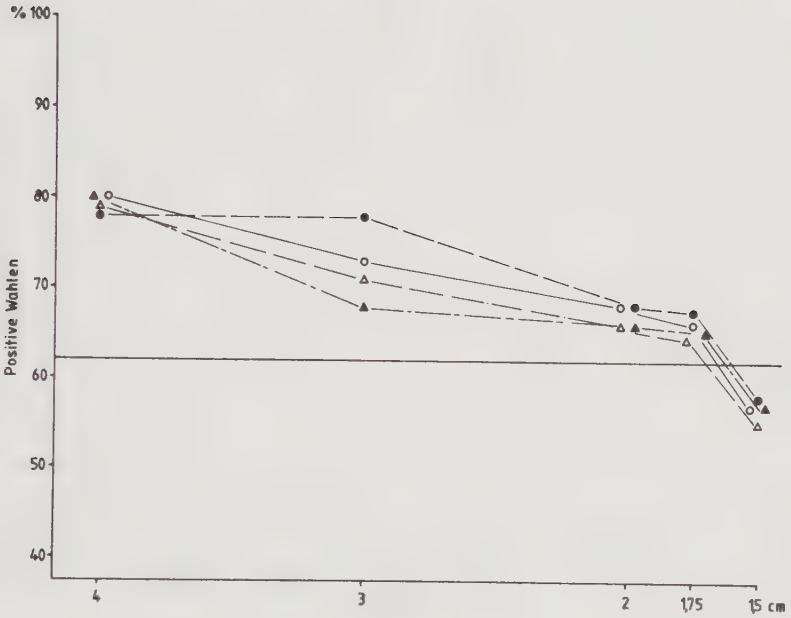

Abb. 15: Dressurkurven der vier Versuchstiere bei 9×10^{-4} lx

Abszisse: Streifenbreite des positiven Anweisers in cm;
Ordinate: Prozentsatz positiver Wahlen;
Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀
● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

Tabelle 2: Dressurdaten der Sehschärfebestimmung bei einem Wahlabstand von 100

BELEUCHTUNGS-STÄRKE Lx	STREIFENBREITE (CM) & SEHWINKEL							
	4 2° 17' 31"	3 1° 43' 8"	2 1° 8' 45"	1,75 1° 0' 1"	1,5 0° 51' 34"	1 0° 34' 23"	0,75 0° 25' 17"	0,5 0° 17' 11"
175	1 - 85,5 2 - 89,1 3 - 80,0 4 - 91,7	1 - 77,7 2 - 78,8 3 - 81,1 4 - 83,3	1 - 82,4 2 - 87,1 3 - 85,9 4 - 83,3			1 - 76,5 2 - 78,8 3 - 72,9 4 - 87,5	1 - 68,3 2 - 83,3 3 - 70,0 4 - 79,2	1 - 54,4 2 - 41,1 3 - 49,4 4 - 33,3
9	1 - 80,6 2 - 85,5 3 - 79,0 4 - 83,0	1 - 77,4 2 - 80,6 3 - 72,6 4 - 80,6	1 - 82,2 2 - 83,9 3 - 74,2 4 - 82,2			1 - 80,6 2 - 83,9 3 - 74,2 4 - 83,9	1 - 75,8 2 - 75,8 3 - 79,0 4 - 75,8	1 - 50,0 2 - 40,3 3 - 35,3 4 - 25,8
9×10^{-1}	1 - 78,3 2 - 86,7 3 - 80,0 4 - 80,0	1 - 70,0 2 - 68,3 3 - 71,7 4 - 68,3	1 - 73,2 2 - 80,0 3 - 71,7 4 - 70,0			1 - 66,7 2 - 68,3 3 - 71,1 4 - 70,0	1 - 80,0 2 - 70,0 3 - 63,3 4 - 75,0	1 - 53,3 2 - 43,3 3 - 45,0 4 - 43,0
9×10^{-2}	1 - 85,0 2 - 85,0 3 - 78,3 4 - 73,3	1 - 66,7 2 - 73,3 3 - 65,0 4 - 68,3	1 - 63,0 2 - 78,3 3 - 78,3 4 - 75,0			1 - 65,0 2 - 75,0 3 - 68,3 4 - 71,7	1 - 66,7 2 - 63,3 3 - 75,0 4 - 66,7	1 - 50,0 2 - 40,0 3 - 36,7 4 - 43,3
9×10^{-3}	1 - 78,3 2 - 80,0 3 - 76,7 4 - 85,0	1 - 68,3 2 - 71,7 3 - 66,7 4 - 66,7	1 - 68,3 2 - 70,0 3 - 68,3 4 - 71,7			1 - 63,3 2 - 61,7 3 - 63,3 4 - 61,7	1 - 54,7 2 - 53,3 3 - 50,0 4 - 45,0	1 - 40,0 2 - 40,0 3 - 38,3 4 - 38,3
9×10^{-4}	1 - 80,0 2 - 79,0 3 - 80,0 4 - 78,3	1 - 73,3 2 - 71,7 3 - 68,3 4 - 78,3	1 - 68,3 2 - 66,7 3 - 66,7 4 - 68,3	1 - 65,0 2 - 65,0 3 - 65,0 4 - 66,7	1 - 56,7 2 - 55,0 3 - 56,7 4 - 58,3			

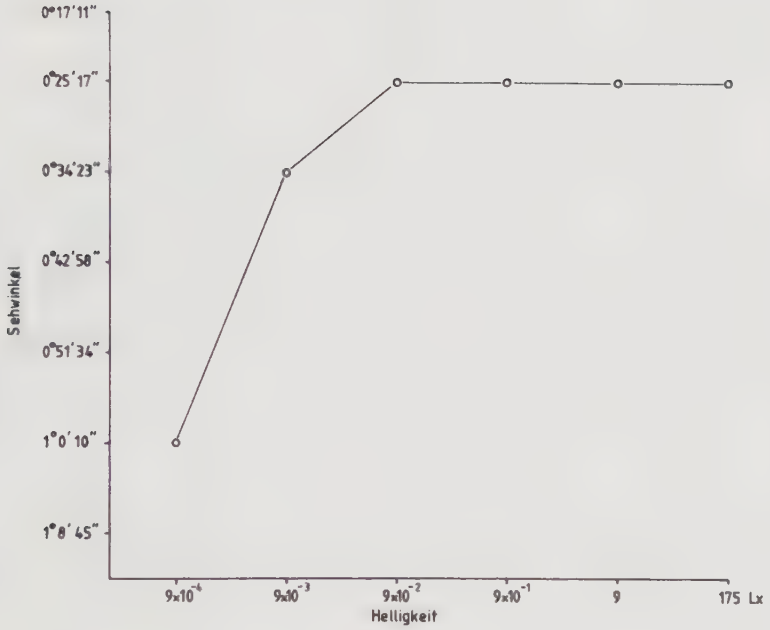

Abb. 16: Abhängigkeit des Minimum separable von der Beleuchtungsstärke

Abszisse: Beleuchtungsstärke in lux
Ordinate: Sehwinkel

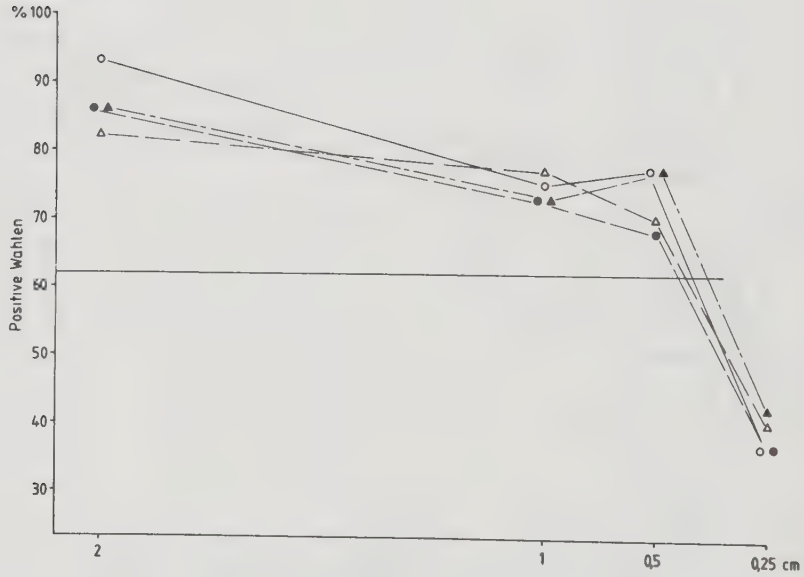

Abb. 17: Dressurkurven der vier Versuchstiere bei einer Beleuchtungsstärke von 9×10^{-2} lx und einem auf 50 cm reduzierten Wahlabstand

Abszisse: Streifenbreite des positiven Anweisers in cm;

Ordinate: Prozentsatz der positiven Wahlen;

Angezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀

● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

Tabelle 3: Dressurdaten bei 9×10^{-2} lx und einem Wahlabstand von 50 cm

Tier	Beleuchtungsstärke lx	Streifenbreite (cm)	Anzahl der Läufe (n)	Pos. Wahlen (%)	Signifikanzgrenze (p)	Sehwinkel
Versuchstier Nr. 1	9×10^{-2}	2	60	93,3	< 0,01	2° 17' 31"
	"	1	60	75,0	< 0,01	1° 8' 45"
	"	0,5	60	66,7	< 0,01	0° 34' 23"
	"	0,25	60	32,7	> 0,01(n.s.)	0° 17' 11"
	"	0,13	60	33,3	> 0,01(n.s.)	0° 8' 58"
Versuchstier Nr. 2	9×10^{-2}	2	60	36,7	< 0,01	2° 17' 31"
	"	1	60	73,3	< 0,01	1° 8' 45"
	"	0,5	60	68,3	< 0,01	0° 34' 23"
	"	0,25	60	36,7	> 0,01(n.s.)	0° 17' 11"
	"	0,13	60	23,3	> 0,01(n.s.)	0° 8' 58"
Versuchstier Nr. 3	9×10^{-2}	2	60	81,7	< 0,01	2° 17' 31"
	"	1	60	76,7	< 0,01	1° 8' 45"
	"	0,5	60	70,0	< 0,01	0° 34' 23"
	"	0,25	60	40,0	> 0,01(n.s.)	0° 17' 11"
	"	0,13	60	28,3	> 0,01(n.s.)	0° 8' 58"
Versuchstier Nr. 4	9×10^{-2}	2	60	86,7	< 0,01	2° 17' 31"
	"	1	60	73,3	< 0,01	1° 8' 45"
	"	0,5	60	66,7	< 0,01	0° 34' 23"
	"	0,25	60	41,7	> 0,01(n.s.)	0° 17' 11"
	"	0,13	60	23,3	> 0,01(n.s.)	0° 8' 58"

3. Visuelle Musterunterscheidung

3.1. Lernphase bei der Dressur auf das Musterpaar A

Bei der visuellen Musterunterscheidung benutzte ich als Standard-Positivzeichen einen vertikalen, weißen Streifen (2 x 12 cm) auf schwarzem Untergrund; als Negativanweiser einen flächengleichen weißen Kreis (r = 2,76 cm).

In Abb. 18 sind die Lernkurven der vier Versuchstiere für das Standardmusterpaar dargestellt. Die Signifikanzgrenze lag mit $p < 0.01$ bei 62 %. Bei der Andressur zeigten die Tiere ausgeprägte individuelle Unterschiede. Das ♂ Vt 1 und ♀ Vt 3 überschritten nach 180 Läufen die Signifikanzgrenze, während die beiden anderen Tiere (♂ Vt 2 ♀ Vt 4) weit unsicherer waren. Sie erkannten zwar nach 180 (♀ Vt 4) bzw. 270 Läufen (♂ Vt 2) zum ersten Mal sicher das positive Dressurzeichen, blieben aber auch in den folgenden Tagen weit hinter dem Lernerfolg der beiden anderen Versuchstiere zurück. Erst nach 540 und 630 Läufen überschritt die Anzahl der positiven Wahlen endgültig die Signifikanzgrenze.

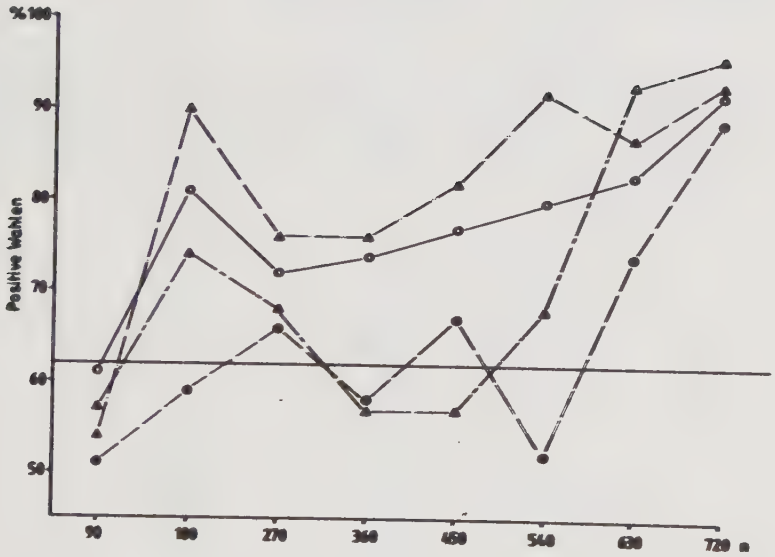

Abb. 18: Lernkurven der vier Versuchstiere für das Standardmusterpaar A.

Abszisse: Anzahl der Läufe;
Ordinate: Prozentsatz positiver Wahlen;
Ausgezogene Linie: Signifikanzgrenze.

○ Vt 1 ♂ △ Vt 3 ♀
● Vt 2 ♂ ▲ Vt 4 ♀

3.2. Dressurergebnisse der Serie A

In der Dressurserie A wurde das Standardmuster (A_1) nicht nur in vertikaler Ausrichtung, sondern auch um 45° nach rechts (A_2) und links gekippt (A_3) sowie in horizontaler Ausrichtung dem flächengleichen Kreis gegenübergestellt. Die Ergebnisse von je 60 Läufen sind für die einzelnen Musterpaare in Tabelle 4 zusammengestellt und in Abb. 19 graphisch dargestellt.

Bei vertikaler Position des Streifen (A_1) und den beiden um 45° gedrehten Positivanweisern (A_2 & A_3) wählten die Wüstenrennmäuse in 68 - 88 % aller Fälle das Positivzeichen. Bei horizontalem Streifen (A_4) bevorzugten sie dagegen fast ausschließlich die negative Kreisscheibe.

Tabelle 4: Beschreibung der Musterpaare und Ergebnisse von Serie A

Musterpaar		Allgemeine Charakteristika	Maße des Positivzeichens	Negativzeichens	Positivwahlen
A_1		Positivzeichen: einzelner vertikaler Streifen	2 x 12 cm	r = 2,76 cm	Vt (1) ♂ = 83,3 % Vt (2) ♂ = 88,3 % Vt (3) ♀ = 86,7 % Vt (4) ♀ = 83,3 %
		Negativzeichen: flächengleiche Kreisfläche			
A_2		Positivzeichen: um 45 Grad nach rechts gedrehter Streifen	2 x 12 cm	r = 2,76 cm	Vt (1) ♂ = 73,3 % Vt (2) ♂ = 70,0 % Vt (3) ♀ = 75,0 % Vt (4) ♀ = 73,3 %
		Negativzeichen: flächengleiche Kreisfläche			
A_3		Positivzeichen: um 45 Grad nach links gedrehter Streifen	2 x 12 cm	r = 2,76 cm	Vt (1) ♂ = 68,3 % Vt (2) ♂ = 73,3 % Vt (3) ♀ = 75,0 % Vt (4) ♀ = 71,7 %
		Negativzeichen: flächengleiche Kreisfläche			
A_4		Positivzeichen: horizontaler Streifen	2 x 12 cm	r = 2,76 cm	Vt (1) ♂ = 15,0 % Vt (2) ♂ = 10,0 % Vt (3) ♀ = 3,3 % Vt (4) ♀ = 15,0 %
		Negativzeichen: flächengleiche Kreisfläche			

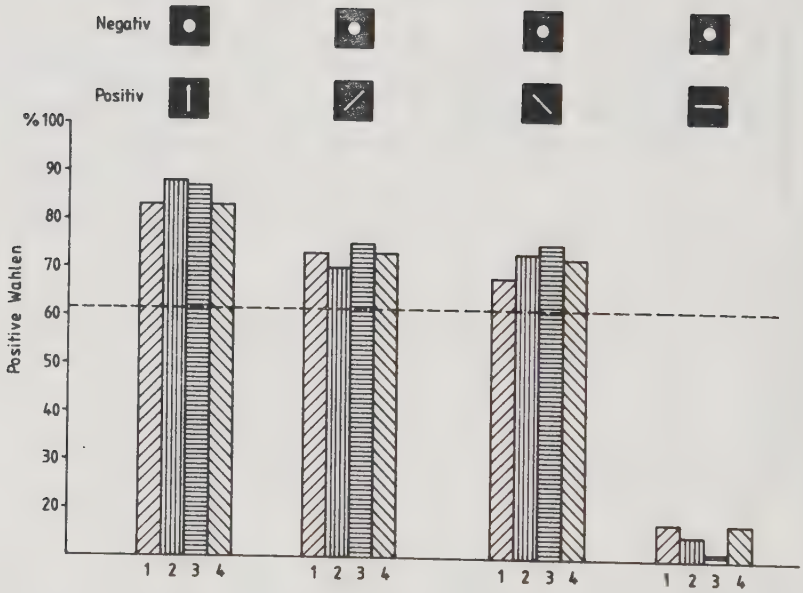

Abb. 19: Prozentualer Anteil der positiven Wahlen bei den Musterpaaren der Serie A (n = 60 Läufe pro Tier)

Gestrichelte Linie: Signifikanzgrenze

Vt (1) ♂
Vt (2) ♂
Vt (3) ♀
Vt (4) ♀

3.3. Dressurergebnisse der Serie B

Die Beeinflussung der Wahlergebnisse durch Vertauschung des schwarz-weiß Verhältnisses von Muster und Hintergrund ist in Tabelle 5 und Abb. 20 dargestellt.

Das Musterpaar B_1 war mit dem Standardmuster A_1 identisch. Beim Musterpaar B_2 waren die Kontraste beim negativen Anweiser vertauscht, bei B_3 wurde das Positivzeichen entsprechend geändert. Bei Musterpaar B_4 unterschieden sich sowohl Negativ- als auch Positivzeichen von den bekannten Helligkeits-Konstellationen. Dennoch wählten die Tiere bei allen Anweiserpaaren signifikant positiv.

Tabelle 5: Beschreibung der Musterpaare und Ergebnisse der Serie B

Musterpaar		Allgemeine Charakteristika und Maße des Positivzeichens	Maße des Negativzeichens	Positivwahlen
B_1		weißer Streifen (vertikal; 2 x 12 cm) auf schwarzem Untergrund	weiße Kreisfläche (r = 2,76 cm) auf schwarzem Untergrund	Vt (1) ♂ = 80,0 % Vt (2) ♂ = 75,0 % Vt (3) ♀ = 91,7 % Vt (4) ♀ = 75,0 %
B_2		weißer Streifen (vertikal; 2 x 12 cm) auf schwarzem Untergrund	schwarze Kreisfläche (r = 2,76 cm) auf weißem Untergrund	Vt (1) ♂ = 68,3 % Vt (2) ♂ = 70,0 % Vt (3) ♀ = 73,3 % Vt (4) ♀ = 71,7 %
B_3		schwarzer Streifen (vertikal; 2 x 12 cm) auf weißem Untergrund	weiße Kreisfläche (r = 2,76 cm) auf schwarzem Untergrund	Vt (1) ♂ = 83,3 % Vt (2) ♂ = 78,3 % Vt (3) ♀ = 86,7 % Vt (4) ♀ = 73,3 %
B_4		schwarzer Streifen (vertikal; 2 x 12 cm) auf weißem Untergrund	schwarze Kreisfläche (r = 2,76 cm) auf weißem Untergrund	Vt (1) ♂ = 73,3 % Vt (2) ♂ = 68,3 % Vt (3) ♀ = 86,7 % Vt (4) ♀ = 81,7 %

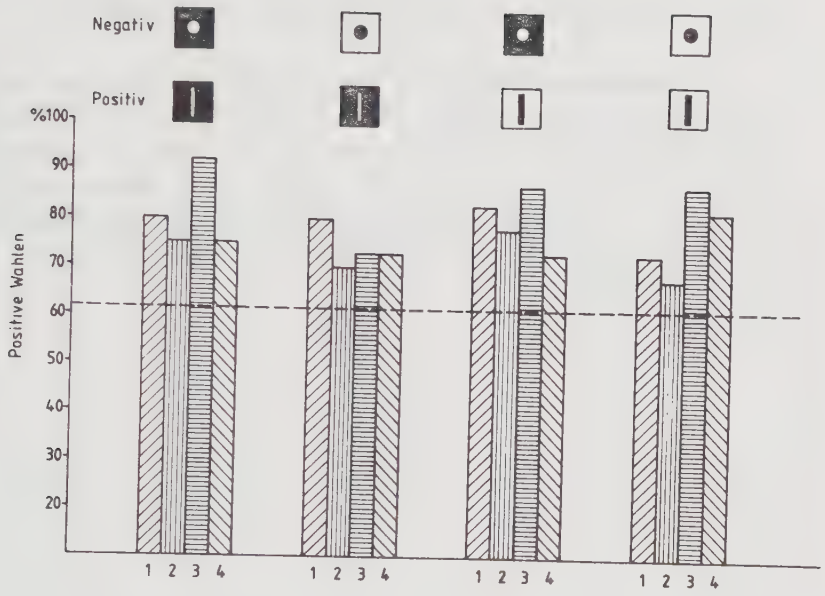

Abb. 20: Prozentualer Anteil der positiven Wahlen bei den Musterpaaren der Serie B; (n = 60 Läufe pro Tier);

Gestrichelte Linie: Signifikanzgrenze.

Vt (1) ♂ Vt (3) ♀
Vt (2) ♂ Vt (4) ♀

3.4. Dressurergebnisse der Serie C

In dieser Versuchsserie wurde wie bei Serie A der einzelne Streifen des Positivzeichens vertikal (C_1), um 45° nach rechts und links gekippt (C_2 und C_3) sowie in horizontaler Ausrichtung (C_4) einer flächengleichen Kreisscheibe gegenübergestellt.

Im Gegensatz zu Versuchsserie A waren die schwarz-weiß Verhältnisse von Muster und Hintergrund jedoch vertauscht.

Die Ergebnisse von je 60 Läufen sind für die einzelnen Musterpaare in Tabelle 6 angegeben und in Abb. 21 graphisch dargestellt. Bei vertikal ausgerichteten Streifen (C_1) und den beiden um 45° gekippten Streifen (C_2 und C_3) wählten die Wüstenrennmäuse signifikant richtig. War der Streifen dagegen horizontal ausgerichtet (C_4), entschieden sie sich wie in der Versuchsserie A für die negative Kreisfläche.

Tabelle 6: Beschreibung der Musterpaare und Ergebnisse der Serie C

Musterpaar		Allgemeine Charakteristika	Maße des Positivzeichens	Maße des Negativzeichens	Positivwahlen
C_1		Positivzeichen: einzelner, vertikaler Streifen Negativzeichen: flächengleiche Kreisfläche	2 x 12 cm	r = 2,76 cm	Vt (1) ♂ = 80,0 % Vt (2) ♂ = 78,3 % Vt (3) ♀ = 83,3 % Vt (4) ♀ = 78,3 %
C_2		Positivzeichen: um 45° nach rechts gedrehter Streifen Negativzeichen: flächengleiche Kreisfläche	2 x 12 cm	r = 2,76 cm	Vt (1) ♂ = 70,0 % Vt (2) ♂ = 73,3 % Vt (3) ♀ = 75,0 % Vt (4) ♀ = 76,7 %
C_3		Positivzeichen: um 45° nach links gedrehter Streifen Negativzeichen: flächengleiche Kreisfläche	2 x 12 cm	r = 2,76 cm	Vt (1) ♂ = 76,7 % Vt (2) ♂ = 68,3 % Vt (3) ♀ = 76,7 % Vt (4) ♀ = 68,3 %
C_4		Positivzeichen: horizontaler Streifen Negativzeichen: flächengleiche Kreisfläche	2 x 12 cm	r = 2,76 cm	Vt (1) ♂ = 25,0 % Vt (2) ♂ = 33,0 % Vt (3) ♀ = 30,0 % Vt (4) ♀ = 31,7 %

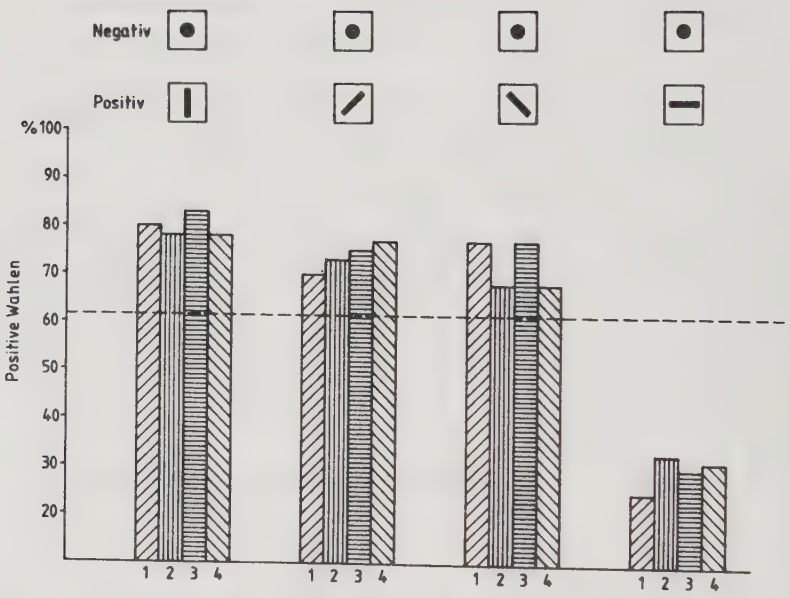

Abb. 21: Prozentualer Anteil positiver Wahlen für die Musterpaare der Serie C.

Gestrichelte Linie: Signifikanzgrenze.

Vt (1) ♂
Vt (2) ♂
Vt (3) ♀
Vt (4) ♀

3.5. Dressurergebnisse der Serie D

In dieser Versuchsserie sollte geklärt werden, wie die Wüstenrennmäuse ein aus mehreren Streifen zusammengesetztes Positivzeichen bewerten, und inwieweit eine Änderung der Flächenverhältnisse von positivem und negativem Dressurzeichen die visuelle Musterunterscheidung beeinflußt. Als positive Zeichen wurden 1-3 parallel angeordnete weiße Streifen, als Negativanweiser 3 unterschiedlich große weiße Kreise geboten.

In den Serien D_1 bis D_4 wurde einem einzelnen vertikal bzw. horizontal ausgerichteten Streifen ein flächengleicher, bzw. ein Kreis mit dreifachem Flächeninhalt gegenübergestellt.

Bei den Musterpaaren D_5 und D_6 standen zwei parallele, gleich große weiße Streifen (Abstand voneinander = Streifenbreite) vertikal bzw. horizontal angeordnet einer flächengleichen Kreisscheibe gegenüber. In der Serie D_7 - D_{10} wurden 3 parallele, gleichgroße weiße Streifen geboten. Die Flächenverhältnisse zwischen positivem und negativem Anweiser verhielten sich wie 3 : 1 bzw. 1 : 1.

Die Ergebnisse von 60 Läufen pro Musterpaar und Tier sind in Tabelle 7 und Abb. 22 dargestellt. Bei vertikaler Ausrichtung des Streifens (D_1 und D_2) liegt der Anteil der positiven Wahlen bei flächengleicher Kreisscheibe deutlich über dem der gleichen Konstellation mit 3-fach größerem Negativsymbol. Bei horizontal angeordnetem Einzelstreifen (D_3 und D_4) wurde, unabhängig von der Größe der Kreisfläche, der negative Anweiser bevorzugt.

Die aus mehreren Streifen zusammengesetzten Positivzeichen wurden je nach Musterpaar unterschiedlich bewertet. Bei D_5 und D_6 differierte weder die Flächengröße noch Vertikal- und Horizontalausdehnung; lediglich die Anordnung der beiden Streifen war verändert. Bei vertikaler Ausrichtung der Einzelstreifen wählten alle Versuchstiere eindeutig das Streifenmuster, dem um 90° gedrehten Muster zogen sie die negative Kreisfläche vor. Bei den aus 3 Elementen zusammengesetzten Streifenmustern (D_7 - D_{10}) bevorzugten

die Versuchstiere, unabhängig von der Ausrichtung der Einzelstreifen, den positiven Anweiser.

Der größte Anteil von Richtigwahlen entfiel dabei auf das Musterpaar D_9, bei dem 3 horizontal übereinander angeordnete Streifen einem der Fläche eines Einzelstreifens entsprechenden Kreis gegenübergestellt wurden. Hier war der Eindruck der "Vertikalität" am größten. Während auch bei D_{10} der Vertikaleindruck des gesamten Musters für die Wahl von ausschlaggebender Bedeutung gewesen sein dürfte, wurde bei den Konstellationen D_7 und D_8 das positive Muster nicht in seiner Gesamtheit bewertet, sondern seine Bestandteile - einzelne, vertikal ausgerichtete, als positiv erlernte Streifen - wurden gewählt.

Tabelle 7: Zusammenstellung der Musterpaare und Ergebnisse der Serie D

Musterpaar		Allgemeine Charakteristika	Maße des Positivzeichens	Maße des Negativzeichens	Positivwahlen
D_1		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 1 : 1 Positivzeichen: vertikal	einzelner Streifen (2,9 x 8,7 cm)	Kreisfläche (r = 2,83 cm)	Vt (1) ♂ = 90,0 % Vt (2) ♂ = 91,7 % Vt (3) ♀ = 95,0 % Vt (4) ♀ = 88,3 %
D_2		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 1 : 3 Positivzeichen : vertikal	einzelner Streifen (2,9 x 8,7 cm)	Kreisfläche (r = 4,91 cm)	Vt (1) ♂ = 80,0 % Vt (2) ♂ = 76,7 % Vt (3) ♀ = 75,0 % Vt (4) ♀ = 73,3 %
D_3		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 1 : 1 Positivzeichen: horizontal	einzelner Streifen (2,9 x 8,7 cm)	Kreisfläche (r = 2,83 cm)	Vt (1) ♂ = 5,0 % Vt (2) ♂ = 16,7 % Vt (3) ♀ = 10,0 % Vt (4) ♀ = 5,0 %
D_4		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 1 : 3 Positivzeichen: horizontal	einzelner Streifen (2,9 x 8,7 cm)	Kreisfläche (r = 4,91 cm)	Vt (1) ♂ = 13,3 % Vt (2) ♂ = 18,3 % Vt (3) ♀ = 11,7 % Vt (4) ♀ = 5,0 %

Musterpaar		Allgemeine Charakteristika	Maße des Positivzeichens	Maße des Negativzeichens	Positivwahlen
D_5		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 1 : 1 Positivzeichen: vertikal	zwei Streifen (je 2,9x8,7cm)	Kreisfläche (r = 4,01 cm)	Vt (1) ♂ = 76,7 % Vt (2) ♂ = 83,3 % Vt (3) ♀ = 86,7 % Vt (4) ♀ = 86,7 %
D_6		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 1 : 1 Positivzeichen: horizontal	zwei Streifen (je 2,9x8,7cm)	Kreisfläche (r = 4,01 cm)	Vt (1) ♂ = 33,3 % Vt (2) ♂ = 21,7 % Vt (3) ♀ = 30,0 % Vt (4) ♀ = 25,0 %
D_7		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 3 : 1 Positivzeichen: vertikal	drei Streifen (je 2,9x8,7cm)	Kreisfläche (r = 2,83 cm)	Vt (1) ♂ = 78,3 % Vt (2) ♂ = 78,3 % Vt (3) ♀ = 78,3 % Vt (4) ♀ = 80,0 %
D_8		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 1 : 1 Positivzeichen: vertikal	drei Streifen (je 2,9x8,7cm)	Kreisfläche (r = 4,91 cm)	Vt (1) ♂ = 75,0 % Vt (2) ♂ = 75,0 % Vt (3) ♀ = 78,3 % Vt (4) ♀ = 76,7 %

Musterpaar		Allgemeine Charakteristika	Maße des Positivzeichens	Maße des Negativzeichens	Positivwahlen
D_9		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 3 : 1 Positivzeichen: horizontal	drei Streifen (je 2,9x8,7cm)	Kreisfläche (r = 2,83 cm)	Vt (1) ♂ = 83,3 % Vt (2) ♂ = 83,3 % Vt (3) ♀ = 83,3 % Vt (4) ♀ = 86,6 %
D_{10}		Flächenverhältnis von Positivzeichen : Negativzeichen 1 : 1 Positivzeichen: horizontal	drei Streifen (je 2,9x8,7cm)	Kreisfläche (r = 4,91 cm)	Vt (1) ♂ = 73,3 % Vt (2) ♂ = 75,0 % Vt (3) ♀ = 76,7 % Vt (4) ♀ = 80,0 %

(Abstand zwischen den Streifen 2,9 cm)

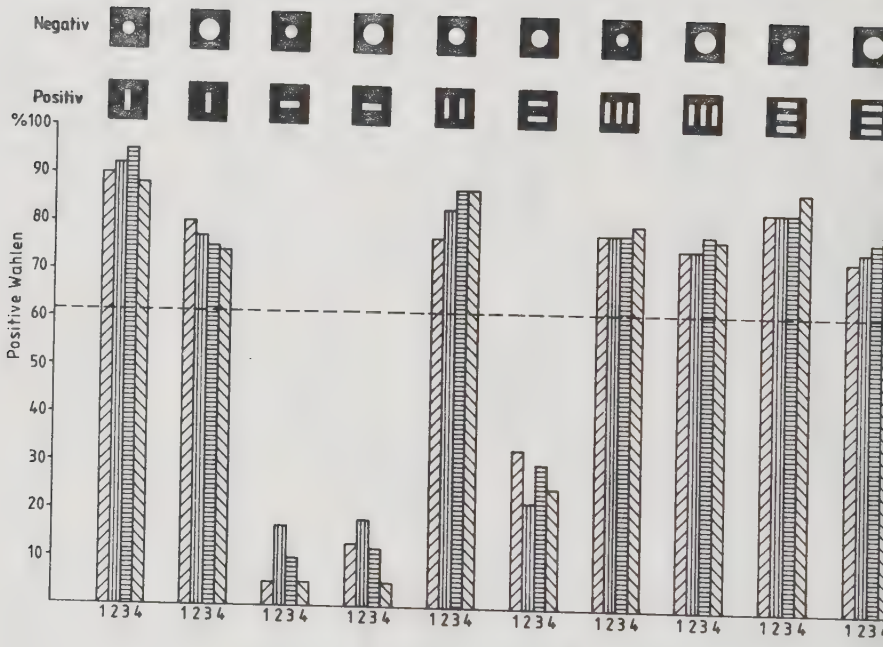

Abb. 22: Prozentualer Anteil positiver Wahlen für die Musterpaare der Serie D (n = 60 Läufe pro Tier).

Gestrichelte Linie: Signifikanzgrenze.

Vt (1) ♂ Vt (3) ♀
Vt (2) ♂ Vt (4) ♀

B) Elektrophysiologische Untersuchungen am Auge

1. Das Elektroretinogramm (ERG)

Mit Hilfe von großflächigen Elektroden lassen sich zwischen Vorder- und Hinterpol des Vertebratenauges bei Belichtung Potentialschwankungen ableiten, die als Ausdruck der Erregungsvorgänge in der Retina zu deuten sind. Dieses Elektroretinogramm ist auch ohne operativen Eingriff zwischen Cornea und Schläfe am intakten Versuchstier ableitbar und gibt bei Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit des visuellen Systems objektive Daten über die Antwort der Retina bei Belichtung. So lassen sich vor allem die Sensitivität des Auges, der spektrale Reaktionsbereich und die Flickerverschmelzungsfrequenz relativ exakt erfassen.

Das ERG stellt ein Summenpotential dar, das sich aus zahlreichen Potentialen aus verschiedenen Bereichen der Netzhaut zusammensetzt. Es werden am ERG vier Anteile unterschieden, die in der Reihenfolge ihres Auftretens nach Belichtung als a-, b-, c- und d-Welle bezeichnet werden. (Einthoven und Jolly 1908; Piper, 1911). Die am Zustandekommen des ERG beteiligten Potentiale lassen sich in die Komponenten P I, P II und P III einteilen (Granit, 1933, Abb. 23). P I wird Prozessen im Pigmentepithel, P II Erregungsvorgängen in der Schicht der Bipolaren und P III Mechanismen in den Rezeptoren zugeschrieben. Entsprechend dem unterschiedlichen Potentialverlauf dieser Teilkomponenten können die ERG-Wellen der Erregung verschiedenen Retinastrukturen zugeordnet werden (Brown und Wiesel, 1961). Die a-Welle wird dabei als Antwort der Rezeptoren angesehen, während die b-Welle auf die Aktivität der Bipolaren zurückzuführen ist.

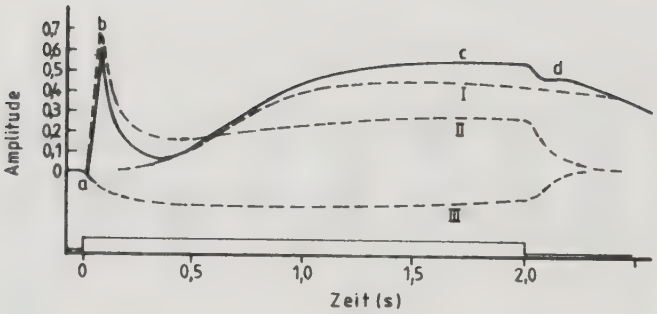

Abb. 23: Elektroretinogramm (dunkeladaptiertes Katzenauge; ausgezogene Kurve) und seine Zerlegung in die Teilkomponenten I, II und III (gestrichelte Kurven) (nach Granit, 1947)

2. Stimulation mit weißem Licht

2.1. Charakteristika des ERG

Das ERG von Gerbillus gleicht in seiner Form völlig den Elektroretinogrammen anderer Säugetiere (Abb. 24). Bei Belichtung mit intensiven Reizen läßt sich eine deutliche a-Welle, gefolgt von einer starken b-Welle registrieren. Aufgrund der Filterung der Potentiale trat keine c-Welle auf; auch der off-Effekt war nur schwach ausgebildet.

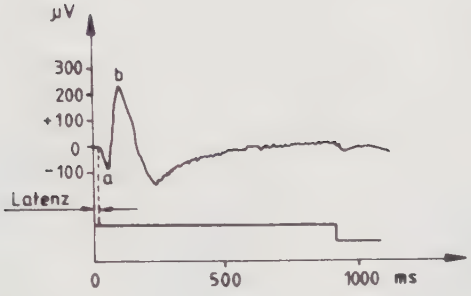

Abb. 24: ERG von Gerbillus pyramidum

Reiz: weißes Licht, Leuchtdichte 3000 cd/m²;
Dauer: 910 ms; Tier dunkeladaptiert.

Für die Bestimmung der Leistungsfähigkeit des Auges wurden sowohl die Latenz, als auch die Amplituden der a- und b-Welle ausgewertet. Bei einem Lichtreiz der Leuchtdichte 3000 cd/m² (Reizabstand 60 s; Dauer 910 ms) betrug die Latenz bei G. pyramidum ca. 27 ms, bei G. gerbillus ca. 24 ms, die Amplitude der a-Welle ca. 64 µV (G. pyramidum) bzw. ca. 76 µV (G. gerbillus) und die Amplitude der b-Welle ca. 233 µV (G. pyramidum) bzw. ca. 216 µV (G. gerbillus). Die Meßdaten der einzelnen Individuen differierten z.T. beträchtlich. (Abb. 25 gibt die Mittelwerte und Standardabweichungen an). Zwischen beiden Spezies finden sich in den ERG-Parametern keine signifikanten Unterschiede.

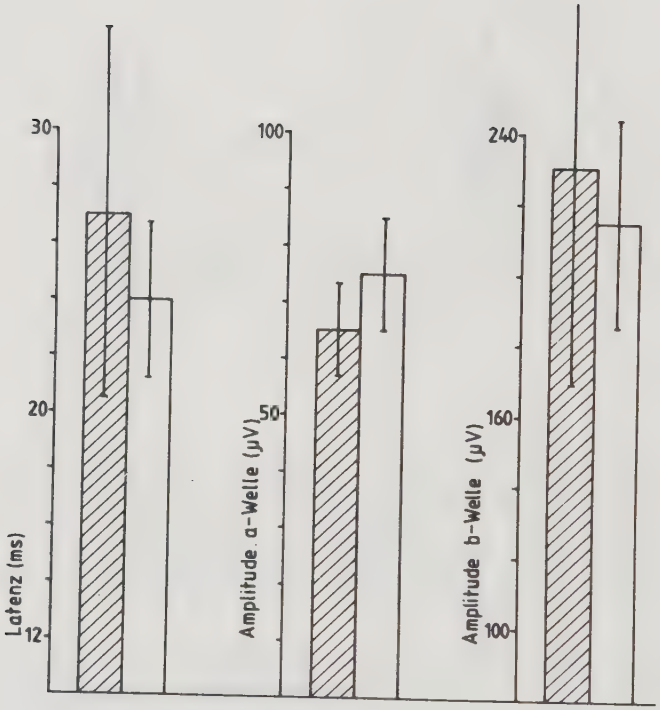

Abb. 25: Vergleich der ERG-Parameter bei G. pyramidum (schraffierte Säulen) und G. gerbillus (weiße Säulen); $\bar{x} \pm s$ bei Stimulation mit weißem Licht (3000 cd/m²)

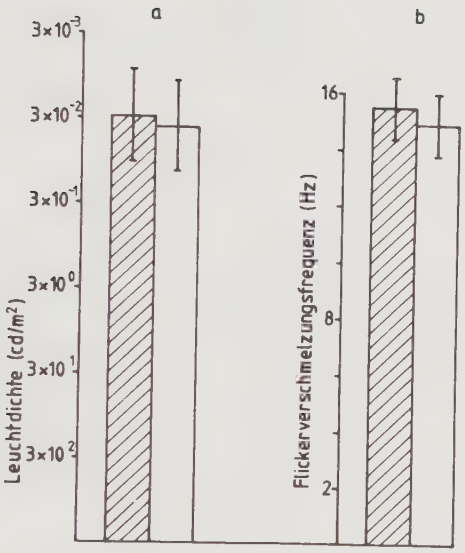

Abb. 27: Vergleich der Leistungsfähigkeit des Auges von G. pyramidum (schraffierte Säulen) und G. gerbillus (weiße Säulen);

a) Schwelle bei weißem Licht;
b) Flickerverschmelzungsfrequenz ($\bar{x} \pm s$)

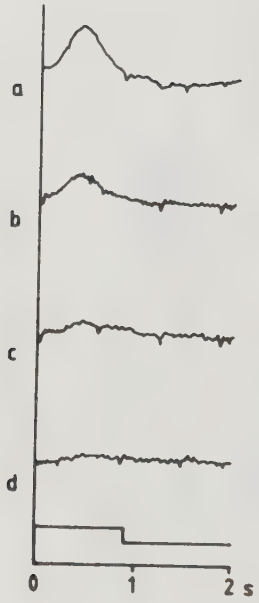

Abb. 26: Vier ERG-Antworten auf Reize unterschiedlicher Intensität von G. pyramidum

a = 3; b = 0.3; c = 0.015 (Schwelle);
d = 0.0075 cd/m²

2.2. Schwellenbestimmung

Bei Verringerung der Lichtintensität nahmen die Amplituden von a- und b-Welle ab, die Latenz vergrößerte sich.

In Abb. 26 sind die ERG-Potentiale von G. pyramidum bei Stimulation mit unterschiedlichen Lichtstärken dargestellt. Bei der Registrierung c (Filterdichte 5.3) ist noch eine schwache ERG-Antwort zu erkennen, während bei d (FD 5.6) keine Reaktion mehr nachweisbar ist. Somit liegt die Schwelle dieses Tieres bei einer Leuchtdichte von

$$L = 1.5 \times 10^{-2} \text{ cd/m}^2 \text{ (= FD 5.3)}$$

Im Mittel lagen die Schwellen von G. pyramidum bei einer Filterdichte von 5 ($\hat{=}$ 3; 10^{-2} cd/m²), während der Mittelwert von G. gerbillus FD 4.9 betrug. Somit sind die Augen der beiden untersuchten Rennmausarten annähernd gleich empfindlich (siehe auch Tabelle 8 und Abb. 27).

2.3. Flickerverschmelzungsfrequenzen

Den Versuchstieren wurde weißes Flickerlicht definierter Leuchtdichte geboten. Bei niederer Flickerfrequenz (in Abb. 28 z.B. 4 Hz bei 3×10^3 cd/m²) wird jeder Lichtreiz mit einem vollständigen ERG, d.h. mit a- und b-Welle beantwortet, wobei die erste Antwort immer die größte ist. Alle folgenden Potentiale sind kleiner, behalten ihre Größe jedoch auch bei fortgesetzter Reizung bei.

Bei höherer Flickerfrequenz (Abb. 28 b) ist die erste Antwort normal stark ausgebildet. Die folgenden Potentiale sind jedoch kleiner als bei niedrigeren Frequenzen.

Abb. 28 c zeigt die Reaktionen auf Reizungen mit einer Flickerfrequenz von 21 Hz. Diese Frequenz kann von den Tieren nicht mehr aufgelöst werden. Dennoch ist bei Einsetzen der Belichtung ein gut ausgebildetes ERG mit a- und b-Welle zu erkennen, auf das zuweilen kleine Potentiale aufgesetzt sind. Man erkennt jedoch, daß nicht mehr jeder Reiz synchron mit einem ERG-Potential beantwortet wird. Als Flicker-Verschmelzungsfrequenz definierte ich diejenige Reizfrequenz, bei der gerade noch jeder Lichtreiz mit einem Potential beantwortet wurde (Abb. 28).

Die Messungen begannen mit langsamen Reizfolgen, die kontinuierlich gesteigert wurden und endeten bei Frequenzen, bei denen das Auge bereits fusioniert hatte.

Die Flickerverschmelzungsfrequenzen lagen bei der höchsten Lichtintensität (3×10^3 cd/m²) für G. pyramidum zwischen 14 und 17 Hz ($\bar{x}$ = 15.5 Hz) und für G. gerbillus zwischen 13 und 15 Hz ($\bar{x}$ = 14.5 Hz). Artspezifische Unterschiede ergaben sich somit nicht (Tab. 8 und Abb. 27).

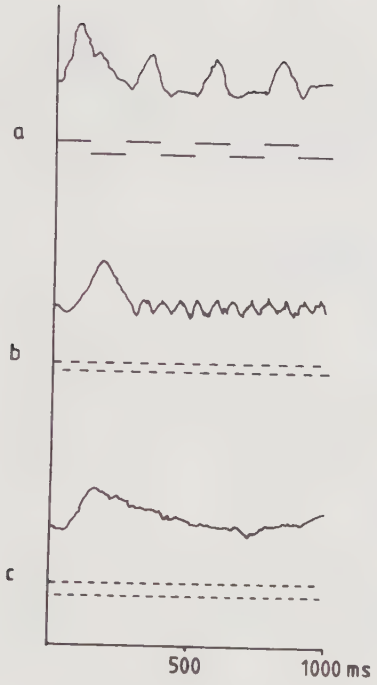

Abb. 28: ERG-Antworten von G. pyramidum auf verschiedene Flickerfrequenzen.
a: 4 Hz; b: 16 Hz; c: 21 Hz.
Gereizt wurde mit weißem Licht mit einer Leuchtdichte von $L = 3 \times 10^3$ cd/m².

3. Stimulation mit monochromatischem Licht

3.1. Schwellenbestimmungen

Die Detailuntersuchungen mit farbigem Reizlicht wurden in einem Spektralbereich von 405 bis 633 nm durchgeführt. Da Leuchtdichtemessungen des monochromatischen Lichtes aus technischen Gründen nicht möglich waren, benutzte ich zur Schwellenbestimmung die Dichte der Neutralfilter als Maßeinheit. Dieser logarithmisch abgestufte Wert verhält sich reziprok zur Leuchtdichte der Lichtreize.

Bei allen untersuchten Tieren beider Arten zeigte die Retina für Licht der Wellenlänge 492 nm die größte Empfindlichkeit (Abb. 29 und Tabelle 8). Für 546 nm ergab sich nur eine geringe Sensibilitätsminderung, während oberhalb und unterhalb dieser Wellenlängen weit höhere Lichtintensitäten nötig waren, um die Schwelle zu überschreiten. Bei 492 nm betrug die Filterdichte im Schwellenbereich für G. pyramidum 4.4, für G. gerbillus im Mittel 3,9 Filterstufen und war damit um den Faktor 6 bis 10 höher als bei Stimulation mit weißem Licht.

In Abb. 30 sind die Meßwerte in Prozent vom Maximalwert ($\hat{=}$ 100 %) angegeben. Die Kurven beider Tierarten sind so wenig gegeneinander verschoben, daß artspezifische Unterschiede unwahrscheinlich sind.

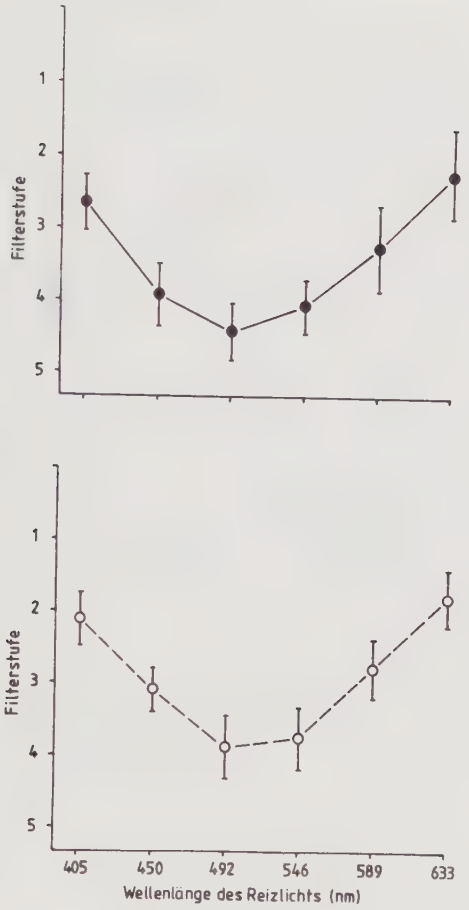

Abb. 29: Spektralschwellen in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Reizlichts. Es sind jeweils die Mittelwerte von 8 Tieren dargestellt.

●———● G. pyramidum (oben);
○— — —○ G. gerbillus (unten).

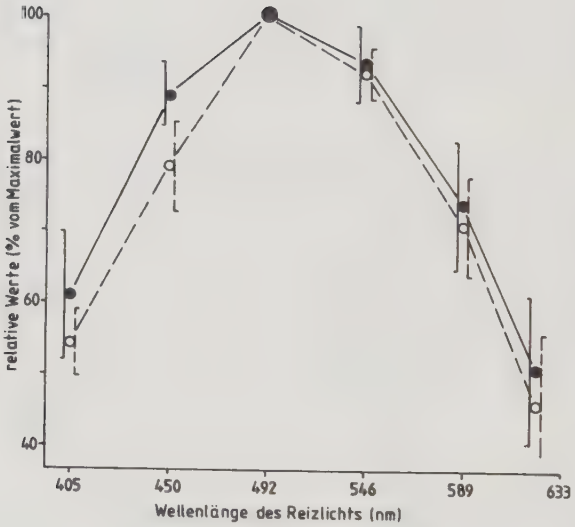

Abb. 30: Spektralschwellen in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Reizlichtes. Die relativen Werte beziehen sich auf den jeweiligen Maximalwert bei 492 mm;

●———● G. pyramidum;
○— — —○ G. gerbillus .

3.2. Flickerverschmelzungsfrequenz

Auch das zeitliche Auflösungsvermögen der beiden Gerbillusarten ist bei dem 492 nm Interferenzfilter am größten (Abb. 31). Hier liegen die Flickerverschmelzungsfrequenzen von G. pyramidum bei 13 oder 14 Hz, die von G. gerbillus zwischen 11 und 14 Hz. Bei den kürzeren und längeren Wellenlängen fällt die Flickerschwelle auf 7 bis 10 Hz ab. Da gegenüber den Untersuchungen mit weißem Licht bei diesen Experimenten die Lichtintensität durch die Absorption der Filter geringer war, ist die niedrigere Verschmelzungsfrequenz auch im optimalen Bereich verständlich.

In Tabelle 8 sind die Mittelwerte und Standardabweichungen der Daten angegeben, in Abb. 32 die Meßwerte wiederum in Prozent vom Maximalwert aufgetragen. Obwohl, wie bei der Schwellenbestimmung, auch in diesem Versuch G. pyramidum geringfügig bessere Mittelwerte besitzt als G. gerbillus, ist die Tendenz der wellenlängenabhängigen Flickerverschmelzungsfrequenzveränderung bei beiden Arten gleich.

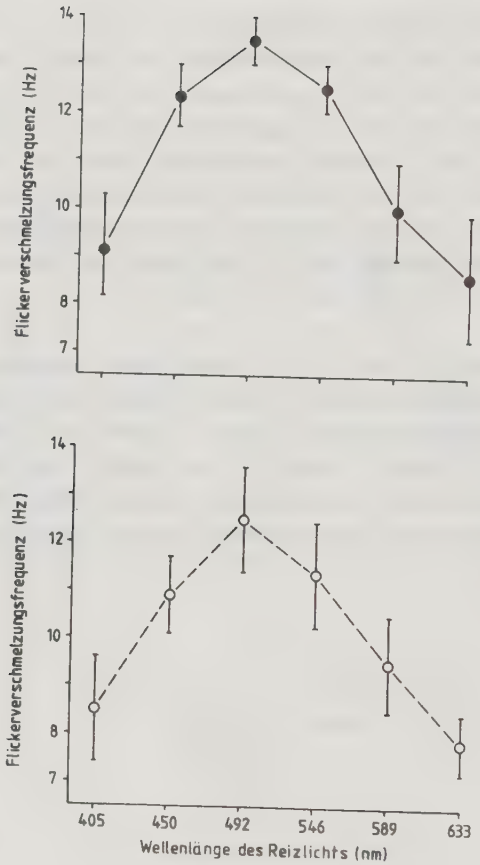

Abb. 31: Flickerverschmelzungsfrequenzen in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Reizlichts.
Es sind jeweils die Mittelwerte von 8 Tieren dargestellt.

●——————● G. pyramidum (oben);
○— — — —○ G. gerbillus (unten).

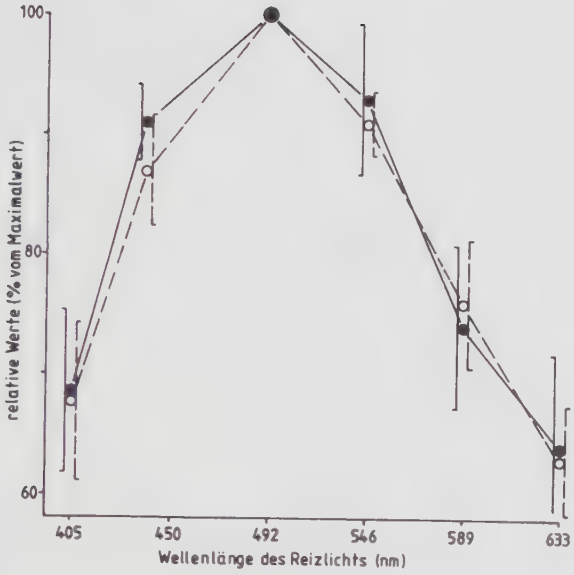

Abb. 32: Flickerverschmelzungsfrequenzen in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Reizlichtes. Die relativen Werte beziehen sich auf die jeweiligen Maximalwerte bei 492 nm.

●————● G. pyramidum;
○— — — —○ G. gerbillus.

Tabelle 8: Mittelwert und Standardabweichung von der Schwelle und Flickerverschmelzungsfrequenz bei weißem und farbigem Reizli

		405 nm	450 nm	492 nm	546 nm	589 nm	633 nm	weißes Licht
SCHWELLE (x & s) FS	Gerbillus pyramidum	2.65	3.9	4.4	4.09	3.29	2.25	5.03
		± 0,36	± 0,44	± 0,4	± 0,37	± 0,61	± 0,58	± 0,54
	Gerbillus gerbillus	2.13	3.05	3.9	3.6	2.78	1.8	4.9
		± 0,36	± 0,29	± 0,44	± 0,42	± 0,41	± 0,4	± 0,53
FLICKER-VERSCHMELZUNGS-FREQUENZ (x & s) Hz	Gerbillus pyramidum	9.13	12.25	13.5	12.5	10	8.63	15.5
		± 1,05	± 0,66	± 0,5	± 0,5	± 1,0	± 1.32	± 1,12
	Gerbillus gerbillus	8.5	10.88	12.5	11.38	9.5	7.88	14.88
		± 1,12	± 0,78	± 1,12	± 1,11	± 1,0	± 0.60	± 1,05

3.3. Spektraler Reaktionsbereich

Die spektrale Empfindlichkeit reicht bei beiden Gerbillus-Arten von 366 nm (ultraviolett) bis 707 nm (rot). Bei längerwelligem Licht waren keine Reaktionen registrierbar, für kürzere Wellenlängen als 366 nm standen keine Filter zur Verfügung. Als am exaktesten zu messende Parameter wurden für dieses Experiment die Amplitude der b-Welle und die Latenz ausgewertet. Wegen der beträchtlichen Streuung der Meßdaten und um einen besseren Vergleich zwischen beiden Arten zu ermöglichen, wurden die Ergebnisse bei den verschiedenen Wellenlängen als relative Werte (% vom Maximal- bzw. Minimalwert des Einzelindividuums) angegeben (Abb. 33 und Abb. 34).

Wie bei den Schwellenbestimmungen und den Ermittlungen der Flickerverschmelzungsfrequenzen besaßen auch bei diesem Versuch alle Tiere ihr Reaktionsmaximum bei 492 nm. Die Mittelwertkurven beider Arten decken sich weitgehend. Diese Befunde zeigen, daß der spektrale Reaktionsbereich von G. pyramidum und G. gerbillus identisch ist.

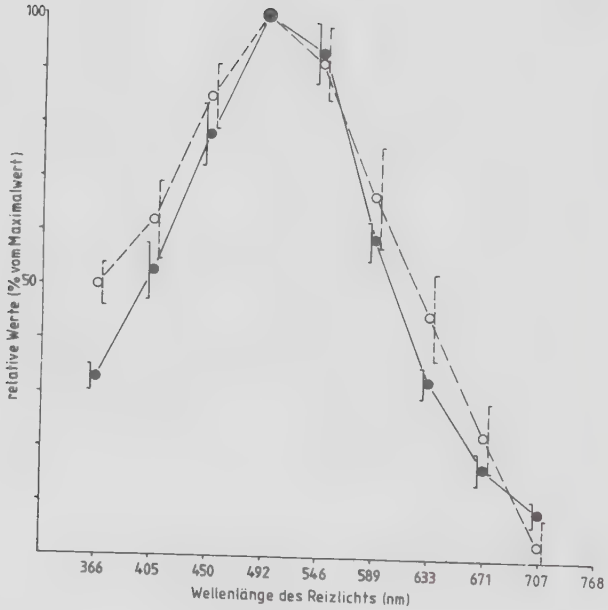

Abb. 33: Amplitude der b-Welle in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Reizlichtes. Die relativen Werte beziehen sich auf den jeweiligen Maximalwert bei 492 nm;

●———● G. pyramidum;
○— — —○ G. gerbillus.

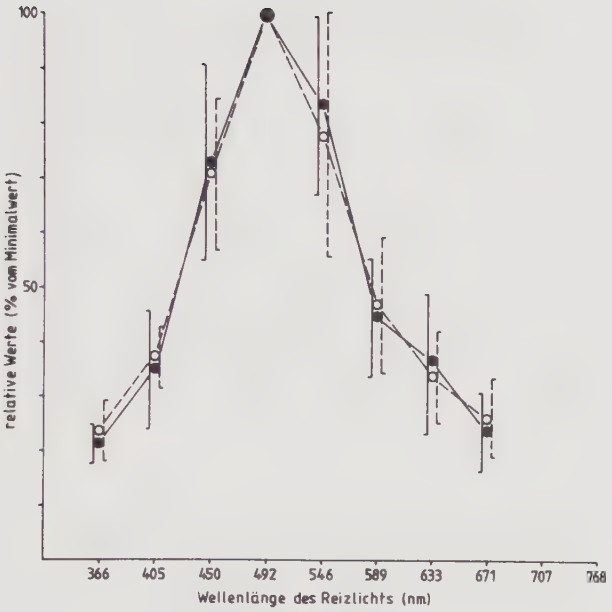

Abb. 34: Latenz in Abhängigkeit von der Wellenlänge des Reizlichtes. Die relativen Werte beziehen sich auf den jeweiligen Minimalwert bei 492 nm;

●————● G. pyramidum;
O— — — —O G. gerbillus.

IV. DISKUSSION

Sowohl die verhaltensphysiologischen als auch die elektrophysiologischen Ergebnisse haben gezeigt, daß das visuelle System der Wüstenrennmaus Gerbillus pyramidum an das Sehen bei niedrigen Lichtintensitäten angepaßt ist. Mit $2{,}7 \times 10^{-6}$ asb ($8{,}6 \times 10^{-5}$ cd/m²) liegt die visuelle Sensitivität in dem Bereich, in dem auch andere dämmerungsaktive Tiere ihre Empfindlichkeitsschwelle besitzen. So konnten Pontenagel und Schmidt (1980) beim Frettchen eine absolute Lichtempfindlichkeit von $2{,}7 \times 10^{-6}$ bis $2{,}7 \times 10^{-7}$ asb nachweisen; die von Duke-Elder (1958) für Katzen ermittelten Schwellenwerte liegen bei $5{,}8 \times 10^{-6}$ asb. Auch die von Neuweiler (1962) untersuchten Flughunde (Pteripus giganteus) weichen mit 4×10^{-7} asb in ihrer Lichtempfindlichkeit nicht wesentlich von den oben angeführten Arten ab. Interessant erscheint der Vergleich mit dem Menschen, der mit $0{,}8 \times 10^{-7}$ asb (Pirenne und Denton, 1951) eine mit den dämmerungsaktiven Arten vergleichbare Sensitivität aufweist. Trotz der morphologisch sehr unterschiedlich gestalteten Augen scheint die visuelle Sensitivität auch bei nachtaktiven Arten nicht wesentlich gesteigert werden zu können.

Große Divergenzen findet man dagegen beim optischen Auflösungsvermögen. Vergleicht man die unter optimalen Lichtbedingungen ermittelten Sehschärfewerte einiger Säugerarten, so weisen die Primaten mit 28'' (Schimpanse, Spence 1934), 40'' (Rhesusaffe, Weinstein und Grether 1940) und 50'' (Mensch) ein 200-400 fach besseres optisches Auflösungsvermögen auf als die relativ leistungsschwachen Fledermäuse (Desmodus 48', Manske und Schmidt 1979; Myotis ca. 3°, Suthers 1966). Die Nagetiere besitzen im allgemeinen eine etwas bessere Sehschärfe als Fledermäuse, liegen aber ebenfalls im unteren Bereich der für Säugetiere ermittelten Sehschärfewerte (Ratte 20', Hermann 1958; 26', Lashley 1930; Peromyscus ca. 40', Rahmann et al 1968; Goldhamster ca. 1°, Rahmann 1961). Die in dieser Arbeit untersuchte Wüstenrennmaus Gerbillus pyramidum paßt sich mit 25' gut in diese Gruppe ein.

Als Anpassung an die nächtliche Lebensweise kann die lange Konstanz der maximalen Sehschärfe bei sukzessiver Reduzierung der Beleuchtungsstärke angesehen werden. Von 175 bis ca. 0,1 lx bleibt das Minimum separabile konstant, wird dann bei weiterer Lichtabnahme allerdings rapide größer und liegt bei einer Beleuchtungsstärke von 0,001 lx bei 1° 10''. Einen ähnlichen Kurvenverlauf fand auch Neuweiler (1962) beim Flughund (Pteropus giganteus). Auch hier bleibt das maximale Auflösungsvermögen bis in den Dämmerungsbereich hinein erhalten. Beim Menschen läßt sich in einem Bereich, in dem die Kurven von Gerbillus und Pteripus noch ein Plateau aufweisen, bereits der Stäbchenknick feststellen (Trendelenburg und Schütz, 1961). Die Tatsache, daß dies Phänomen bei Gerbillus nicht registrierbar ist spricht dafür, daß diese Tiere eine reine Stäbchenretina besitzen.

Auch die mit Hilfe des Elektroretinogramms ermittelten Daten sprechen bei beiden Gerbillusarten für eine reine Stäbchenretina. Die Form des ERG entspricht der einer reinen Stäbchenretina: Es findet sich eine prominente b-Welle, eine deutliche a-Welle ist nur bei hohen Lichtintensitäten zu registrieren und ein ans-Effekt ist nur gering ausgeprägt (z.B. Ratte: Cone 1963; Galago: Dartnall et al. 1965; Eichhörnchen, reine Zapfennetzhaut: Arden und Tansley, 1955). Außerdem liegen die Maxima der Amplituden von a- und b-Welle alle beim Interferenzfilter 492 nm, also im Bereich des Absorptionsmaximums des Rhodopsins (502 nm). Auch die geringe Flickerverschmelzungsfrequenz von ca. 15 Hz erhärtet diese Annahmen. Histologische Untersuchungen des Auges von Gerbillus sind aus der Literatur nicht bekannt.

Bei den Versuchen zur optischen Musterunterscheidung erkannte Gerbillus einen senkrechten weißen Streifen auch dann noch als positiven Anweiser, wenn er um 45° gedreht war. Mit dem gleichen Problem konfrontierte Vampirfledermäuse (Manske und Schmidt, 1979) wählten bei dieser Konstellation zufallsgemäß. Bei waagerecht angeordneten Streifen bevorzugten beide Arten signifikant das negative Kreissymbol. Der im Laufe der Dressuren vorgenommene Kontrastwechsel von Muster und Hintergrund ermöglicht auch einen Vergleich

mit den von Schmidt (1979) durchgeführten Musterunterscheidungen bei Laborratten. Während Gerbillus trotz Vertauschung des Schwarz-Weiß-Verhältnisses von Muster und Hintergrund den waagerechten Streifen nicht mehr als positiv erkennt, wählten die Laborratten dieses Muster unabhängig von der Ausrichtung im Raum.

Bei den zusammengesetzten Mustern wandten Vampirfledermäuse und Rennmäuse weitgehend die gleichen Entscheidungskriterien an. Solange beim Gesamteindruck eines Musters der Vertikaleindruck überwiegt, wird dieses Muster auch positiv beantwortet; sobald jedoch die horizontale Komponente vorherrscht, wird der Streifen bzw. die Streifenkombination abgelehnt.

Die in der vorliegenden Untersuchung ermittelten Leistungsdaten zeigen, daß der visuelle Sinn bei der Wüstenrennmaus ausreicht, um auch bei geringen Lichtintensitäten optische Eindrücke aus der Umwelt zu verwerten. Freilanduntersuchungen müssen klären, inwieweit diese Fähigkeiten bei der Orientierung im Biotop ausgenutzt werden.

V. ZUSAMMENFASSUNG

1. Mit einer futterbelohnten Dressur in einer Zweifachwahlanlage wurde die visuelle Leistungsfähigkeit von 4 Wüstenrennmäusen (Gerbillus pyramidum) untersucht.

   a) Die absolute visuelle Empfindlichkeit der Tiere beträgt 8.6×10^{-5} cd/m².

   b) Mit Hilfe einer Dressur auf Gleichraster wurde die Sehschärfe bestimmt. Das Minimum separabile liegt bei einer Beleuchtungsstärke zwischen 175 und 0.1 lx konstant bei 25' 17'', bei einer Beleuchtungsstärke von 0.001 lx beträgt es 1° 0' 10''.

   c) Zur Untersuchung der optischen Musterunterscheidung wurden die Tiere auf die Unterscheidung eines vertikalen schmalen Streifens von einem flächengleichen Kreis dressiert. Flächengröße und Raumanordnung der Zeichen wurden verändert. G. pyramidum unterscheidet optische Muster nach den Kriterien "Vertikaleindruck" und "Flächengröße".

   Kontrastwechsel von Muster und Hintergrund beeinflußt die Wahlergebnisse nicht.

2. An elektrophysiologischen Versuchen wurde das Elektroretinogramm (ERG) bei G. pyramidum und G. gerbillus gemessen.

   a) Bei einem Lichtreiz der Leuchtdichte 300 cd/m² (Reizabstand 605; Dauer 910 ms) betrug die Latenz bei G. pyramidum ca. 17 ms, bei G. gerbillus ca. 24 ms; die Amplitude der a-Welle ca. 64 µV (G. p.) bzw. ca. 76 µV (G. g.) und die Amplitude der b-Welle ca. 233 µV (G. p.) bzw. ca. 216 µV (G. g.). Die Unterschiede sind nicht signifikant.

b) Die Augen von beiden Arten sind annähernd gleich empfindlich, die Schwelle von G. pyramidum lag bei einer Filterdichte von 5 ($\hat{=}$ 3.10^{-2} cd/m²) (G. gerbillus: FD 4.9).

c) Die Flickerverschmelzungsfrequenzen betrugen bei der höchsten Lichtintensität (3×10^{3} cd/m²) für G. pyramidum 15.5 Hz und für G. gerbillus 14.5 Hz. Artspezifische Unterschiede ergaben sich somit nicht.

d) Die Amplituden-Maxima der a- und b-Wellen lägen alle bei einer Wellenlänge von 492 nm, also im Bereich des Absorptionsmaximums des Rhodopsins (502 nm).

e) Die spektrale Empfindlichkeit reicht bei beiden Gerbillus-Arten von 366 nm bis 707 nm. Wie bei Schwellenbestimmungen und den Ermittlungen der Flickerverschmelzungsfrequenzen besaßen alle Tiere ihr Reaktionsmaximum bei 492 nm.

VI. DANKSAGUNG

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. U. Schmidt für die Überlassung des Themas dieser Dissertation und die stets wohlwollende, freundliche und verständnisvolle Unterstützung bei der Anfertigung dieser Arbeit.

Prof. Dr. H. Schneider danke ich recht herzlich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut und seine Hilfe bei anfallenden Problemen.

Herrn Prof. Dr. F. Hussein, dem Leiter der Ägyptischen Studienmission in Bonn, bin ich zu großem Dank verpflichtet für die Ermöglichung meines Aufenthaltes in Bonn und die Bereitschaft, mir stets seinen Beistand bei allen Schwierigkeiten zu gewähren.

Dem DAAD danke ich für die Bereitstellung eines Promotionsstipendiums, das die Finanzierung meiner Doktorarbeit ermöglichte.

Darüberhinaus möchte ich mich bei Frau Dr. Chr. Schmidt sehr herzlich für die Durchsicht der vorliegenden Dissertation und ihren stets wohlgemeinten Rat bedanken.

Nicht zuletzt gilt mein besonderer Dank auch Frau B. Zarbock, die die Bilder dieser Arbeit abgezogen hat, sowie allen Mitarbeitern meiner Arbeitsgruppe, die die freundliche Atmosphäre geschaffen haben, ohne die die Fertigstellung meiner Dissertation nicht möglich gewesen wäre.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

ARDEN, G. B.; TANSLEY, K. (1955): The spectral sensitivity of pure-cene retina of the grey squirrel (Sciurus carolinensis leucotis). J. Physiol. 127, 592-602.

BROWN, K. T.; WIESEL, T. N. (1961a): Analysis of intraretinal electroretinogram in the intact cat eye. J. Physiol. 158, 229-256.

BROWN, K. T.; WIESEL, T. N. (1961 b): Localization of origins of electroretinogram components by intraretinal recording in the intact cat eye. J. Physiol. 158, 257-280.

CONE, R. A. (1963): Quantum relations of the rat electroretinogram. J. Gen. Physiol. 46, 1267-1286.

DARTNAL, H. J. A.; ARDEN, G. B.; JKEDA, H.; LUCK, C. P.; ROSENBERG, M. E.; PEDLER, D. M. H.; TANSLEY, K. (1965): Anatomical electrophysiological and pigmentary aspects of vision in the bush-baby: an interpretative study. Vision Res. 5, 399-424.

DUKE-ELDER, St. (1958): The eye in evolution. London: Kimpton.

EINTHOVEN, W.; HOLLY, W. A. (1908): The form and magnitude of the electrical response of the eye to stimulation by light at various intensities. Quant. J. exp. Physiol. 1, 273-416.

GRANIT, R. (1933): The components of the retinal action potential in mammals and their relation on the discharge in the optic nerve. J. Physiol. London, 77, 207-239.

GRANIT, R. (1947): Sensory mechanism of the retina. Pp 121-135. New York, Oxford university press.

HERMANN, G. (1958): Beiträge zur Physiologie des Rattenauges. Z. Tierpsychol. 15, 402-518.

LASHLEY, K. S. (1930): The mechanism of vision: III The comparative visual acuity of pigmented and albino rats. J. Genet Physiol. 37, 481-484.

LASHLEY, K. S. (1938): The mechanism of vision: XV Preliminary studies of the rats capacity for detail vision. J. Gen. Psychol. 18, 129-193.

LAY, M. D. (1983): Taxonomy of the genus Gerbillus (Rodentia: Gerbillinae) with comments on the applications of generic and subgeneric names and an annotated list of species. Z. Säugetierkunde 48, 329-354.

MANSKE, U.; SCHMIDT, U. (1979): Untersuchungen zur optischen Musterunterscheidung bei der Vampirfledermaus (Desmodus rotundus). Z. Tierpsychol. 49, 120-131.

NEUWEILER, G. (1962): Bau und Leistung des Flughundauges (Pteropus giganteus, gig. Brünn). Z. Vergl. Physiol. 46, 13-56.

PELIKAN, J.; MADKOUR, G.; GAISLER, J. (1971): On some mammals from Egypt (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia). Zoolog. List 20 (4), 307-318.

PETTER, F. (1961): Répartition géographique et ecologie des vongeurs désertiques. Mammalia 25, n° spec., 1-222.

PIPER, H. (1911): Über die Netzhautströme. Arch. Anat. Physiol. Lpz., pp 85-132.

PIRENNE, M. H.; DENTEN, E. J. (1951): Quanta and visual threscholds. J. Opt. Sec. Amer. 41, 426-427.

PONTENAGEL, T.; SCHMIDT, U. (1980): Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit des Gesichtssinnes beim Frettchen, Mustela putorius f. furo L. Z. Säugetierkunde 54 (1), 376-383.

RAHMANN, H. (1961): Einfluß des Peruitins auf Gedächtnisleistung, Verhaltensweisen und einige physiologische Funktionen von Goldhamstern; Pflügers Archiv ges. Physiol. 273, 247-263.

RAHMANN, H. (1967): Die Sehschärfe bei Wirbeltieren. Naturw. Rundschau 20 (1), 8-14.

RAHMANN, H.; RAHMANN, M.; KING, J. A. (1968): Comparative visual acuity (Minimum separabile) in five species and subspecies of deermice (Peromyscus). Physiol. Zool. 41 (3), 298-312.

SCHÄFER, H. J.; SCHMIDT, U. (1982): Seasonal changes in retinal function of the frog (Rana ridibunda). Behavioral Proc. 7, 73-79.

SCHMIDT, U. (1979): Untersuchungen zur visuellen Musterunterscheidung bei Laborratten. Z. Säugetierkunde 44, 201-207.

SPENCE, K. W. (1934): Visual acuity and its relation to brightness in champanzee and man. J. Comp. Psychol. 18, 333-361.

SUTHERLAND, N. S. (1961): Visual discrimination of horizontal and vertical rectangles by rats on a new discrimination training apparatus. Quart. J. exp. Psychol. 13, 117-121.

SUTHERS, R. A. (1966): Optomotor usponses by echolocating bats. Science 152, 1102-1104.

TRENDELEBURG, W.; SULTZ, e. (1961): Lehrbuch der Physiologie: Der Gesichtssinn. Springer Verlag Berlin.

WALKER, E. P. (1964): Mammals of the world. Baltimore: Johns Hopkins.

WEINSTEIN, B.; GRETHER, W. F. (1940): A comparison of visual acuity in the rhesus monkey and man. J. Comp. Physiol. 30, 187-195.

LEBENSLAUF

Am 7.10.1946 wurde ich, Anwar Mansour, als Sohn des Bakr Mansour und seiner Ehefrau, Sabieha Kandiel, in El Mansoura, Ägypten, geboren.

Von Oktober 1952 bis Juli 1959 besuchte ich die "Primary School", die "Preparaby School" und anschließend - von Oktober 1959 bis Juni 1963 - das Gymnasium.

Im Juni 1963 legte ich die Reifeprüfung ab.
Im Wintersemester 1963/64 begann ich mein Studium an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Kairo.

Im Mai 1967 legte ich meine "Bachelor of Scïence" (B. Sc.)-Prüfung in Zoologie und Chemie an der Universität Kairo ab.

Im Juni 1976 erwarb ich den "Master of Science" (M. Sc.) Degree in Zoologie an der gleichen Universität.

Von Oktober 1967 bis Juni 1976 war ich als wissenschaftlicher Assistent und von Juli 1976 bis April 1977 als "Assistent Lecturer" am "Zoology Department" der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Kairo tätig.

Im April 1977 erhielt ich ein Promotionsstipendium vom DAAD. Bis Oktober 1977 besuchte ich 6 Monate einen Sprachkursus am Goethe-Institut in Freiburg.

Im Wintersemester 1977/78 begann ich am Zoologischen Institut der Universität Bonn unter der Leitung von Prof. Dr. U. Schmidt mit der vorliegenden Dissertation.